Repertorium specierum novarum regni vegetabilis

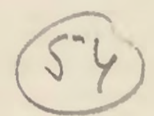
herausgegeben von Prof. Dr. phil. Friedrich Fedde.

Beihefte / Band CXXIII.

Hermann Ziegenspeck:

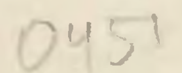
Der Bau der Spaltöffnungen.

III. Teil.



Eine phyletisch-physiologische Studie.

Mit 14 Lichtdrucktafeln.



Ausgegeben am 20. Mai 1941.

Preis 10.— RM.

DAHLEM bei BERLIN
FABECKSTR. 49.
1941.


Wyższej Szkoły Pedagogicznej
Biblioteka
Gdańsk

Einleitung.

In zwei Veröffentlichungen (100) hat der Verfasser für die Spaltöffnungen der höheren Pflanzen den Besitz von Wandungen nachgewiesen, welche die Micelle radial zur Spalte gerichtet führen, also radiomicellat sind. Weil nun der Widerstand gegen eine Dehnung, z. B. durch Turgescenz, senkrecht zu dem Verlaufe der Längsachse der Micelle am geringsten ist, so muß dieser Micelldehnungssatz die horizontale Komponente der Bewegung der Stomata abgeben. Daneben ist in vielen Fällen die vertikale Komponente der Bewegung im Sinne der Schwendenerschen Theorie wirksam.

Die Bestimmung der Micellierung der Schließzellen (und auch anderer Zellen) wurde zunächst mit dem Gipsplättchen Rot I. Ordnung vorgenommen. Bei sehr dünnen Wänden und beim Überlagern mehrerer Lamellen in der Wand kommt man besser mit der Dichroskopie zum Ziele. Hierzu benützt man oft mit bestem Erfolge den Reaktionsdichroismus mit Jodreagenzien (Jodjodkali bei Amyloid, Jodsalzsäure bei Collose, Clorzinkjod bei Zellulose). Sehr klare Bilder und haltbare Präparate (Hoyer, Caedax, Canadabalsam) erzielt man mit substantiven Farben, wie Kongorot, Oxaminblau oder Benzoazurin 3R. Bei dem positiven Dichroismus sind die angefärbten Micellen dann Träger eines Farbtones, wenn sie parallel zu der Polarisationsebene des Nicols über oder unter dem Mikroskop-Tische stehen, bei senkrechter Stellung hingegen sind sie farblos. In vielen Fällen sind Dichroskop-Okulare von bester Wirksamkeit. Wir empfehlen wegen seiner Billigkeit und Güte die auf Vorschlag des Verfassers von C. Zeiss gebauten Doppelplatten-Okulare, die zwei Bernauersche Platten gekreuzt stehen haben. Man sieht beide Stellungen nebeneinander. Die Firma fertigt sie auf Wunsch an. Wegen der Einzelheiten der Färbtechnik usw. verweise ich auf die Arbeiten.

Eine Behandlung der Spaltöffnungen fordert seit der Arbeit von Porsch (35) zu phyletischen Gedankengängen heraus. Diese sind auch bereits angebahnt worden und sollen nun zunächst in diesem dritten Teile zu Ende geführt werden. Zudem steht das Literaturverzeichnis noch aus, das mit den Nummern der alten Arbeiten hier gegeben sein soll. Zur Einleitung seien nachstehend die Ergebnisse der bisherigen Veröffentlichungen kurz wiederholt.

Die Micellierung der Spaltöffnungen im Lichte der Phylogenie.

Bei den *Riccia*-Arten finden wir die einfachsten und wohl auch ursprünglichsten Atemöffnungen. Wir glauben nicht an eine Reduktionsbildung. Verfolgt man die Bildung etwas umfangreicherer Intercellularen, so ist eine Micellierung radial zum späteren Spalte das erste

Anzeichen der Entstehung. Eine weit ausgedehnte Untersuchung der Aërenchyme von Wasserpflanzen ließ uns das über das ganze System verbreitet auffinden. Das gleiche findet man daher auch bei den wenigen die Spalte umsäumenden Zellen von *Riccia*. Wie bei den größeren Intercellularen, überhaupt erfolgt das Erweitern und Aufgehen dieser Vortypen der Atemöffnungen der *Riccia*-Arten auf dem Zustande des leicht dehn- und überdehnbaren Amyloids oder ähnlicher Collosen, deren Micelle radial zum Spalte lagern. Wenn die Öffnung erfolgt ist, erfolgt die Festlage des Spaltes unter Wandlung zu wenig dehnbarer Collose oder gar Zellulose.

Auf der nächsten Stufe haben wir eine Wandlung in die nicht mehr überdehnbare Wand, bevor der Spalt sich ganz öffnet. Es wird also durch elastische reversible Dehnung die volle Öffnung erzielt; damit ist ein Schluß möglich. Diese Protypen eignen manchen *Marchantiaceae* z. B. *Preissia* (Taf. I, Fig. 1). Die Radiomicellierung der größeren Anzahl von Schließzellen und ihre elastisch dehnbaren Wandungen stellen alle die horizontalen Komponente der Schließzellen dar.

Schon in manchen Schließzellen von anderen *Marchantiaceae*, sicher aber an manchen Schleimspalten auf den Gametophyten von *Anthocerotaceae* beobachten wir eine Verminderung der Zahl bis auf nur zwei bogig gekrümmte Schließzellen (Taf. I, Fig. 2). Vollendet ist das auf dem Sporophyten von *Anthocerotaceae*. Es bildet sich die Verdickung der Außen- und Innenwand aus. Es wird die Vorwölbung nach außen an den Schließzellen noch mehr verhindert als durch die Radiomicellierung allein. Neben der horizontalen Komponente der Bewegung tritt die verticale im Sinne Schwendeners. Wenn auch diese Archetypen einerseits der Reduktion (*Sphagnales*) unterliegen, andererseits der Bau verschiedentlich (Versenken usw.) umgewandelt wird, so ist doch eines diesen Archetypen gemeinsam: die Spaltöffnung ist noch eine Epidermiszelle schlechthin; ihre oft eckigen Zellen sind nicht durch echte Nebenzellen mit antagonistischer Micellierung tangential zum Spalte herausgenommen. Typischer Weise eignen diese Archetypen sowohl den *Bryophyta* wie den *Lycopodiaceae* im engeren Sinne (*Lycopodium*, *Phylloglossum*) und den *Selaginellaceae*. Sie kennzeichnen die biciliaten Archegoniaten.

Sowohl bei den polyciliaten Archegoniaten (*Psilotaceae*, *Isoëtaceae* und *Equisetales*), die zu den *Makrophyllinae* durch Zusammentritt der Rutenzweige zu Wedeln überleiten, wie bei dem unserer Ansicht nach von *Mikrophyllinae* abstammenden *Coniferales* finden wir den Normaltyp der Stomata mit antagonistisch d. h. tangential zum Spalte micellaten Nebenzellen. Die Verdickung der Mittelteile der Schließzellen, der Verlust der Hörner (*Psilotum*) oder gar so wesentliche Wandlungen wie bei den *Equisetales* sprechen für eine weitere Ableitung aus Urformen.

Soweit sind die Betrachtungen veröffentlicht. Es dürfte nun von Interesse sein, die eigentlichen

Filicales [101]

zu untersuchen, weil von verschiedenen Seiten ihnen Archetypen zugeschrieben werden, allerdings nicht in unserem Sinne, sondern in dem des Fehlens der Verdickungen. Eine Nachuntersuchung hin-

sichtlich des Fehlens antagonistischer Nebenzellen ist von Bedeutung, weil es bis zu einem gewissen Grade vertretbar wäre (Lotsy), manche *Filicales* als primitiv aufzufassen. Wir beginnen unsere Betrachtungen mit den

Eusporangiatae.

Zur Orientierung unserer systematischen Vorstellungen geben wir Taf. II bei. Wir stehen mit einer Anzahl von Palaeontologen (57) und wohl auch Goebel auf dem Standpunkte, daß die heutigen *Filices leptosporangiatae*, besonders aber die *Polypodiales* durchaus keine ancestralen Typen darstellen, sondern erdmittelalterliche, ja sogar wohl zum Teil neuzeitliche Bildungen sind. Des weiteren bricht sich immer mehr der schon vor Jahren von mir vertretene Standpunkt Bahn, daß sich die Wedel der Farne aus Flachsprossen entwickelt haben, wie sie durch Zusammentritt von Rutenzweigen von *Psilophytales* entstanden sind. Die Zwischenglieder kann die Betrachtung jedes Lehrbuches der Phytopalaeontologie (71) leicht ergeben. Der Wedel der Makrophyllineen ist somit nicht dem Blatte der Mikrophyllineen homolog, sondern nur analog. Ferner ist es als gesichert anzusehen, daß die eusporangiaten Farne geologisch die älteren sind.

Da nun unsere Untersuchungen an *Botrychium Lunaria* einen deutlichen Antagonismus der Nebenzellen ergeben haben, so stimmt dies mit der Annahme des Anschlusses der *Cycadofilices*, *Cycadales* und *Ginkgoales* aus dem Grunde der Eusporangiaten überein. Diese Beziehungen lassen sich auch meist morphologisch, palaeontologisch und vor allem serologisch vertreten.

Schon die Untersuchungen von Fl. Kraus (56) haben auch hinsichtlich des Baues der Stomata (an Querschnitten usw. studiert) für *Marattiaceae* und für *Ophioglossales* Anklänge an die Gramineen und Gymnospermen ergeben.

Wir nehmen die mit den größten noch ungeteilten Sporangien ausgerüsteten

a. **Ophioglossales**

zuerst, weil wir glauben, daß wir in ihnen eine Restfamilie haben, die den niedersten Farnen und auch der Abzweigung der *Cycadofilices* und *Ginkgoaceae* am nächsten steht. Die Vertreter der Familie selber sind leider zum größten Teil extrem oder zum mindesten sehr stark mykotroph, so daß sich bei ihnen natürlich abgeleitete Eigenschaften mit primitiven paaren. Paläontologisch kennen wir keinen sicheren Vertreter dieser Familie (Fig. 57d) im Poläozoikum.

Botrychium Lunaria mit seiner, den *Cycadales* und *Ginkgoales* nahestehenden Stomata haben wir schon abgehandelt, als wir diese betrachteten. Wir möchten vielleicht an dieser Stelle hervorheben, daß Porsch (35) auch schon diese Aehnlichkeit mit den Gymnospermen einerseits, wie mit *Ophioglossum* andererseits betont hat.

Bei *Botrychium virginianum*, das Kathinka Kaufmann (68) untersuchte, fand sich eine Verholzung der gemeinsamen Wand beider Schließzellen in der Endblase. Die Verholzung greift nach ihr auch auf die Wände rechts und links vom Spalte über. Wenn man auch nicht die Verholzung der Stomata als ein unbedingt sicheres Anzeichen

für Verwandtschaft deuten muß, so kann es uns doch im Sinne von Porsch solche Beziehungen konstruieren helfen.

Das nahe verwandte *Ophioglossum pendulum* ist eingehend von Campbel (52a) und Copeland untersucht worden. Auch Porsch (35) betont die Aehnlichkeit mit manchen *Cycadeae* und *Ginkgo*.

Vergleicht man die Bilder mit dem von *Psilotum triquetrum* (Taf. III, Fig. 5), so fällt sofort die sprechende Aehnlichkeit auf. Wir gehen mit Porsch einig, wenn er diese Bilder als Vorläufer der „Gymnospermentypen" oder sagen wir in unserem Sinne der *Cycadales* bezeichnet. Eine Verholzung ist aber hier nicht vorhanden. Im Hinblick auf eine Versuchshypothese, die diese Spaltöffnungstypen als die ursprünglichen des Polyciliaten-Astes bezeichnete, müssen wir hervorheben, daß *Ophioglossum pendulum* eine Pflanze ist, die mit dem Geweihfarne größte gestaltliche Aehnlichkeit aufweist und mykotroph ist. Die gemeinsame Gestalt könnte also eine gleichsinnige Anpassung von *Psilotum*, das ebenfalls ein Baum- und Felsbewohner sein kann und dazu hochgradig mykotroph ist, und von *Ophioglossum* sein, die in beiden Fällen gleiche Spaltöffnungstypen erzeugt hätte. Eine Verholzung der Schließzellen liegt ebenso wie bei *Ophioglossum vulgatum* nicht vor. Wir möchten besonders im Hinblick auf *Bowenia* usw. und *Psilotum* die Dreiecksgestalt der Endblasen betonen (Bild 2, Fig. 33). Dagegen gehen wir mit Porsch nicht ganz einig, wenn er die Bedeutungslosigkeit der dünnen Unterseite für den Bewegungsvorgang betont. Die leicht bewegliche Unterseite der Schließzellen hat sicher eine wichtige Rolle beim Aufgehen des Spaltes, wenn dieser auch oben den Verschluß zeigt.

Die eigenartige Gattung *Helminthostachys* geht im Bau der Sporangien vielfach gestaltlich nach der Seite mancher Cycadeen, auch haben wir das Annähern an die Cycadeen bei unseren serologischen Untersuchungen bestätigt gefunden (57). Von Famer und Freeman (67) wird nun ein Querschnitt abgebildet, der mit Recht von Porsch als stark gymnospermenartig bezeichnet wird; die Gestalt der Bauchwand ähnelt sehr stark der von Cycadeen. Inwieweit tatsächlich die von Porsch vermutete Verholzung der Rückwände Tatsache ist, entzieht sich unserer Beurteilung. Leider stand uns kein Untersuchungsmaterial zur Verfügung. Besonders die Micellierung der Schließzellen und der Nebenzellen wäre von großem Interesse. So sind wir gezwungen, unsere Ergebnisse von *Botrychium Lunaria* als wahrscheinlich auf die anderen *Ophioglossales* zu übertragen.

Der obige Gedanke, einer Verdickung der mittleren Teile der Schließzellen bei den Eusporangiaten der Vorzeit anzunehmen, gewinnt an Raum durch die Betrachtung der

b. Marattiaceae. Marattoider Typus der Stomata.

Alle früheren Untersucher, vornehmlich Kraus (56), betonen die große Aehnlichkeit der Spaltöffnungsapparate mit Gymnospermen, ja wir können getrost sagen mit *Ginkgo, Bowenia* und *Stangeria*. (Die Gattung *Kaulfussia* konnten wir nicht untersuchen; über diese liegen Bilder und Arbeiten von Luerssen (66) vor. Hier scheinen aber Wandlungen sekundärer Natur das Bild zu verdecken). Dagegen ist

die Aehnlichkeit von *Ginkgo, Bowenia* und *Stangeria* mit *Marattia* und *Angiopteris*, die wir durch die Güte von Herrn Prof. Dr. Diels untersuchen konnten, unverkennbar. Wir geben von beiden Gattungen Bilder (Taf. I, Fig. 4) wieder. Die gemeinsame Wand der Schließzellen gibt bis zum Spalte oft (*Marattia alata*, 68) die Holzreaktion und schwillt dann daselbst knopfig an. Bei *Angiopteris erecta* ist das nicht so. Die Aehnlichkeit des Querschnittes mit Gymnospermen betonen Copeland (46) und Porsch (36). Durch die Feststellung der Radiomicellierung (Taf. I, Fig. 4, Bild 2 u. 4) können wir diese auf *Cycadales* und *Ginkgoales* präzisieren. Es sind auf dem Querschnitte die Wandungen innen und außen verdickt (Bild 6, Fig. 4), weshalb der Querschnitt der blasenartigen Enden (Bild 5 u. 7) rhombisch wird und nicht dreieckig wie bei den Gymnospermen. Die Flächenansichten (2 u. 4) zeigen sehr schön die Verdünnung der Enden, sodaß damit die größte Aehnlichkeit mit *Stangeria* und *Bowenia* vornehmlich in Oxaminblaufärbungen entsteht. Die hantelartige Gestalt des Lumens der Schließzellen zeigt Kraus für *Marattia Kaulfussii* auf. Die Nebenzellen sind ebenfalls ausgesprochen tangentomicellat und auch morphologisch als solche zu erkennen. *Marattia alata* und *Angiopteris erecta* gedeihen an ziemlich feuchten Standorten und man kann bei ihnen kaum von einer xerophilen Anpassung reden, wenn auch nach den Angaben von Stahl die Wurzeln der *Marattiaceae* nicht frei von Pilzen sind und man bei Mykotrophen oft xeromorphe Gestalt vorfindet. Die Betrachtung der Spaltöffnungen in Sudanfärbungen von der Fläche (Bild 1 u. 3), sowie der Querschnitte (Bild 6) zeigt uns die starke Ausbildung des Außenhornes, das eine engere Oeffnung erzielt als der angerundete Spalt. Das Ganze sieht stark nach Hydrophyten mit nicht mehr verschließbaren Spaltöffnungen aus. Wir betonen das in Hinblick auf die von anderer Seite geäußerten Gedankengänge, die diese Typen von Spaltöffnungen als die der Urfarne anzunehmen geneigt sind.

Es erhebt sich nun weiter die Frage, ob wir nicht ähnliche Spaltöffnungen bei den

c. Osmundaceen

finden, die wir nach allen Beobachtungen an Prothallien wie in der vegetativen Organisation und den Sporangien als Bindeglieder zu den *Filices eusporangiatae* ansehen. Wir bitten in Einzelheiten Wilkoewitz (57) zu vergleichen. Die dortigen Angaben können wir auf Grund der vorzüglichen Zusammenstellung der Phytopalaeontologie dieser Kreise durch Hirmer (71) noch etwas erweitern. Die Sammelgruppe der *Coenopteridineae* sind schon Vertreter der Eusporangiaten in der Zeit des Oberdevon, der bekanntlich den Uebergang der Psilophytenflora in die des eigentlichen Paläozoikums darstellt. Deutlich erkennt man die oft noch psilophytenartig gestellten Sporangien und den Zusammentritt der feinen Verzweigungen der Sprosse zu Wedeln, ja es liegt oft noch eine Verzweigung in mehr als einer Ebene vor. (Die Oeffnung des Sporangiums erfolgt durch einen Apikalporus). Der Anulus ist vielzellreihig; offenbar fehlen die wirklichen Ausschleudermechanismen oder sie sind anderer Art. Die *Coenopteridineae* erlöschen bereits im Rotliegenden, der Herrschaftszeit der folgenden Farne.

Die unspezialisierten isosporen *Coenopteridineae* waren wohl der Ausgang sowohl der *Cycadofilices* wie der eigentlichen rezenten Eusporangiaten.

Die eigentlichen *Marattiaceae* kennen wir sicher aus dem Oberkarbon. Schon im Palaeozoikum ist die Zerteilung der ursprünglichen Synangien neben den unzerteilten vorhanden. Der Oeffnungsmechanismus ist wenig differenziert. Die wie heute oft großen, ja sogar baumförmigen Farne haben ihre Hauptzeit vom Rotliegenden bis ins Mesozoikum.

Ophioglossales kennt man fossil nicht im Palaeozoikum.

Die die *Osmundaceae* umfassenden *Protoleptosporangiatae* zeigen wie diese einen plattenförmigen Anulus. Die Reste sind selten im Oberkarbon vorhanden; dagegen finden wir im Perm große Mengen von ihnen. Da wir sehr gut morphologisch wie auch palaeontologisch eine Verkettung mit den Urmarattiales vornehmen können, so müßte die Arbeitshypothese, die den marattioiden Bau der Spaltöffnungen als den ursprünglichen annimmt, bei der Betrachtung der *Osmundaceae* an Boden gewinnen. Leider konnten wir keine fossilen Pflanzen untersuchen und mußten uns auf die rezenten Osmundaceen beschränken.

Bereits den ältesten Untersuchern fiel die deutlich marattioide Form der Spaltöffnungen bei *Osmunda Claytoniana* auf. Porsch zeigt dasselbe (35) Verhalten für *Osmunda regalis*, *O. japonica* und *O. Claytoniana*, deutet aber alles als eine Konvergenz zu den Gymnospermen.

Schon die älteste Arbeit über die Verholzung der Stomata vieler Farne (Vinge (70) hat für *Todea barbara* die weitgehende Verholzung der ganzen Mittelstücke gezeigt, was durch K. Kaufmann (68) weitgehend bestätigt wurde. Wir bitten (Taf. I, Fig. 4) die Abbildung von Vinge (Bild 15) und eine entsprechende von Kaufmann (Bild 13) von *Osmunda regalis* zu vergleichen. Auch letzterer Art ist die Verholzung der Umgebung des Spaltes und der gemeinsamen Wand der Schließzellen eigen. Vornehmlich zeigt aber der Querschnitt (Bild 11 u. 12) sowie der Längsschnitt (14) die frappante Aehnlichkeit mit *Marattia* (5—7) hinsichtlich der Verdickung des Mittelstückes und der blasigen Enden, die ja das Kennzeichen des marattioiden Types sind. Daneben aber beobachtet man ohne Zweifel eine Annäherung der Spaltöffnung an den Schwimmblattyp, was sich ja in der beschränkten Bewegungsfähigkeit wiederspiegelt. Das ist besonders festzuhalten, weil an gewissen Stellen der Literatur von xeromorpher Gestalt gesprochen wird.

Die auffallend großen Stomata von *Osmunda regalis* nehmen die Oxaminfarbe gut an und bezeugen ihre Radiomicellierung sehr schön durch den Dichroismus. Der Antagonismus der Nebenzellen kommt besser mit den Gipsplättchen allein in ungefärbten Präparaten zum Vorschein (Bild 9). Die Spalten der Stomata sind oft in den Präparaten offen und die gemeinsame Wand (Bild 10) ist oft auffallend kurz. Daneben kommen kleinere, auch von Kaufmann gefundene Spaltöffnungen vor, die geschlossen und kaum oder nicht verholzt sind. Hier und da findet man unregelmäßig gestaltete Stomata, die aber deutlich den Stempel der Rückbildung tragen.

Ueber die Schwierigkeit, die Bewegung der Schließzellen von *Osmunda regalis* zu erklären, steht manches in der Literatur. In der

ersten der beiden zitierten (69a) Arbeiten betont Stahl das Ausbleiben eines Verschlusses; in der zweiten dagegen fand er nachts doch einen Verschluß, wie bei *Pilularia, Marsilia* und *Onoclea.* Auch Kaufmann, die ihren Mechanismus untersucht hatte, konnte bei langem Verweilen im Dunkeln ein Schließen sehen. Sie fand, daß die Spaltnähe trotz ihrer Verholzung als Scharnier wirkt. Bei gleicher Länge und Breite des gesamten Apparates werden die Schließzellen um soviel verschmälert, als der Spalt sich öffnet, was sie nach Lloyd nach Zusatz von Alkohol, aber auch von Glycerin beim Schluß der abgetöteten (und entquollenen!) Schließzellen beobachten konnte. Die Oeffnung wird nach ihr durch Erhöhen der Schließzellen nach Art der Archetypen erzielt; die eventuelle Rolle der Endblasen, die nach der Anatomie zu erwarten war, ist dagegen nicht berücksichtigt. Jedenfalls ist die Radiomicellierung des Mittelstückes in der Nähe des Spaltes nicht ohne Bedeutung für die Oeffnung.

Bei *Todea rivularis*, die uns Prof. Diels zur Verfügung stellte, läßt sich in den Präparaten deutlich der Verschluß durch die Außenhörner beobachten, während die Spalten zurückliegen. Das sieht man ebenso wie die ausgesprochene Radiomicellierung besonders gut mit Hilfe des Gipsblättchens. Auch die antagonistische Micellierung (Taf. I, Bild 8) sieht man so besser als mit Oxamin. Die gemeinsame Wand der Schließzellen ist deutlich verdickt und verholzt. Die Schließzellen haben nicht nur verholzte, sondern dabei auch dichte Wände, weil sie Oxaminblau nur in roten oder rotvioletten Tönen annehmen, welch letztere etwas die Radiomicellierung durch Dichroismus erkennen lassen. Wir möchten da nur an einen sehr schwierigen Verschluß denken, wie ja eine Wandlung der marattioiden Stomata im Sinne des Schwimmblattypus zu erkennen ist.

Damit verlassen wir die Eusporangiaten-Farne und wenden uns den

d. Leptosporangiaten

a) *Gleicheniaceae*

zu. Eine in mancher Hinsicht (zum Teil Neigung zu Synangienbildung) altertümliche Familie scheinen die *Gleicheniaceae* zu sein, die wir zu den Querannulaten rechnen. Das palaeontologische Alter ist etwas umstritten. Wenn man die im Bau der Sporangien sehr ähnlichen *Oligocarpiae* hinzurechnet, so finden wir sie bereits im mittleren Oberkarbon, auch sind ähnliche Sporangien aus dem Rotliegenden (Kiesel von Autun) bekannt (71). Die Familie macht in mesozoischen Schichten eine größere Entwicklung durch und ist dann bis heute belegt.

Der Anblick der unteren Epidermis von *Gleichenia linearis* ist ganz eigenartig. Wir sehen in ein Mosaik von schuppenartigen bis sanduhrförmigen Epidermiszellen die Gruben eingebettet, die an ihrem Grunde die Schließzellen tragen (Taf. III, Bild 1, Fig. 6). Die Schließzellen sind so unter die Epidermis versenkt, daß sie auf allen Seiten oben umwallt sind. Die Wände der Epidermis sind sehr derb, vorgewölbt und besonders nach den Angaben von Linsbauer (72) bei *Gleichenia dichotoma* stark verholzt. Dazu kommt die starke Einlagerung von Kieselsäure um eine gepanzerte Außenschicht zu bilden. Die Schließzellen selber haben dünne Rückwände; dagegen zeichnet sich die

gemeinsame Wand durch Dicke aus. Nach Kaufmann (68) ist diese und die Nähe der Spaltwand wie bei *Osmunda* verholzt (*Gleichenia pubescens*); die Spalten zeigen sich in den Präparaten geschlossen. Die Apparate sind oben so fest eingesetzt (Bild 2, 3), daß nur eine Größen-Veränderung des Spaltes möglich ist. Dagegen ist die Rückwand unten (2) dünn und frei; es ist damit hier sehr wohl eine gewisse Bewegung ermöglicht. Der Querschnitt ähnelt durchaus dem von *Osmunda*, so daß man auch hier eine starke Bewegung nach unten annehmen muß. Daß aber doch eine Beziehung der radiomicellaten Schließzellen zu den Nebenzellen besteht, bezeugt die deutliche antagonistische Micellierung, die wir in Bild 1 festgehalten haben. Diese kann nicht gut mit Oxamin beobachtet werden, da dieses infolge der Dichte von den Schließzellen und Epidermiszellen nicht gut angenommen wird, wohl aber kommt man mit dem Gipsplättchen zum Ziele. Die Blasenbildung der Enden ist verwischt (Bild 4). Immerhin besteht eine gewisse Aehnlichkeit mit den Osmundaceen. Die Versenkung möchten wir eher mit dem Benetzungsschutz und der Starrheit der Epidermis in Beziehung bringen — als mit dem Transpirationsschutz.

Nach den serologischen Ergebnissen (57 o) stehen die Gleicheniaceen am Abgang einer Gabelung des Farnastes. Auf dem einen Aste stehen die

b) *Schizaeaceae.*

Sie sind offenbar eine sehr alte Gruppe, deren Vorgänger, die Senftenbergien (57d, 71), bereits im Oberkarbon auftauchen. Leider hatten wir von den anderen Gattungen, außer der *Aneimia* keine Stücke zur eigenen Untersuchung. Nach Linsbauer (73) sind die Wände der Schließzellen verholzt und nach Porsch ist der Apparat nach dem Pteridophytentyp gebaut.

Dagegen stand uns reichliches Material von *Aneimia* zur Verfügung. Die Einlagerung der Schließzellen mitten in eine andere Zelle (die Nebenzelle) ist eine viel untersuchte und allbekannte Erscheinung, (de Bary, Anatomie, Leipzig 1871, Seite 45), so daß die Bearbeitung, sogar in das Praktikum von Strasburger übergegangen ist (Taf. IV, Fig. 7, Bild 1). Ebenso war die eigenartige Entwicklungsgeschichte bereits zur Zeit de Bary's geklärt. Phylogenetisch wird die Reduktion der früher in größerer Zahl vorhandenen Nebenzellen schon dadurch verständlich, daß man Stücke findet, die die Schließzellen dem Rande so genähert tragen, daß nur eine sonst gar nicht vorhandene kurze Wand bis zum Rande geführt ist, oder daß sie gar am Rande selber liegen und nunmehr von einer Zelle fast ganz umrandet werden, aber doch noch an eine andere der im Umrisse stark gewellten Epidermiszellen grenzen. Der Gedankengang von Strasburger (58), daß die Schließzellen förmlich in die Mitte der Nebenzelle gerutscht seien, findet darin eine Stütze. Jedenfalls könnte die Gestaltung von der bei anderen Schizaeaceen (mit mehreren Nebenzellen) vorhandenen gut abgeleitet werden.

Die Radiomicellierung und den Antagonismus der Nebenzelle kann man unmittelbar mit dem Gipsblättchen, aber auch mit Oxamin beobachten, wie es in unserem Bilde festgehalten ist. Eigenartiger Weise erscheinen die Spalten im Glyzerinpräparat geschlossen, dagegen

in Balsampräparaten offen. Die Stomata sind aus der Epidermis emporgehoben und die Umrisse sind außen regelmäßig, dagegen sind die inneren eckig und verkleinert. Es liegt das an der schiefen, gegen die Nebenzellen gestellten Wand. Auch auf den Querschnitten (Bild 2—4) kommt das Herausheben der Spaltöffnungen zum Vorschein. Gleichzeitig ist das Außenhorn stark vergrößert, wie wir das bei Gewächsen von tau- und regenfeuchten Stellen noch gesondert behandeln werden. Bei der Betrachtung des medianen Querschnittes ist die Verdickung außen in der Nähe des Hornes stark; gegen die Nebenzelle ist eine Verdünnung vorhanden; auf der Unterseite läßt sich das nicht so beobachten. Wir können eine Bevorzugung der Bewegung nach oben gegen die Rückenwand erwarten; dies wird aber gleichzeitig ein Verbreitern des Spaltes bedingen. Die dem Spalte anliegenden Wandteile werden dadurch tangential gedehnt, was durch die Radiomicellierung begünstigt wird. Betrachtet man nunmehr das Ende der Schließzellen, so findet man die Wände dünn. Es haben also diese Teile nach Art der Gramineenstomata eine größere Beweglichkeit. Diese Verdünnung der Endblasen kommt auch in gefärbten Stücken zum Vorschein, wir haben das in der Abbildung durch einen Strich angezeigt; aber der Uebergang ist allmählich, nicht rasch. Immerhin bezeugt auch diese Spaltöffnung von *Aneimia* eine gewisse Annäherung an den marattioiden Typ, aus dem sie abgeleitet werden kann.

Neuerdings werden mit Recht die *Hydropterides* als diphyletisch angesehen und aus serologischen und morphologischen Erwägungen heraus zum Teil an die *Schizaeaceae* angereiht. (56a, 71, 74 u. 75). Die Aufnahme in die *Simplices* findet z. B. ziemlich regelmäßig in den Handbüchern der Palaeontologie statt (Hirmer). Die Familie der

e. Marsiliaceae

ist geologisch mit einer gewissen Sicherheit erst im Rhät-Lias nachzuweisen.

Ueber die Entstehung der Stomata finden wir mannigfache Angaben bei Goebel (50), aber dies kommt für unsere Fragestellungen nicht in Betracht. Stahl (69b) hat die Verschlußfähigkeit für *Marsilia* und *Pilularia* nachgewiesen. Die Stomata der von uns untersuchten *Marsilia Drummondii* weisen stark die Zeichen des Wasserpflanzentypes auf. Die etwa 2—5 Nebenzellen umwallen oben die Ränder der Schließzellen; außen ist der Korkbelag sehr stark hornartig ausgebildet. Die Außenhörner vermitteln den Verschluß, während die eigentlichen Spalten, wenigstens in den Glyzerinpräparaten, immer noch etwas klaffen. Die Wände der Epidermiszellen sind an sich sehr dünn und wenig doppelbrechend, sodaß der Antagonismus der Nebenzellen wirklich nicht so leicht zu beobachten ist; aber er ist bei diesen reduzierten Typen vorhanden. Wir haben es hier mit Formen zu tun, die den Wassereintritt, wie später ausgeführt werden wird, durch die Korkaußenhörner unterbinden. Irgendwelche Schlüsse auf eine Ableitung wollen wir nicht an dieser Stelle ziehen; nur möge auf die völlig andere Bauart der Stomata bei den *Salviniaceae* hingewiesen werden, einer Familie, die man so gerne mit der *Marsiliaceae* zusammen-

stellt. Leider war es uns nicht möglich, eine der weniger hygromorphen Formen von *Marsilia* zu untersuchen.

Offenbar aus dem Grunde der Querannulaten sind die

f. Hymenophyllaceae

entstanden, die man wegen ihrer allmählich sich entwickelnden Sori zu den *Complicatae* rechnet. Der Formenkreis ist, wenn die Fossilien richtig eingereiht sind, schon im mittleren Oberkarbon aufzuweisen. Hinsichtlich der Stomata und des anatomischen Baues des Blattes haben wir es bei ihnen mit einer offenbaren Reduktionsreihe zu tun. Eigene Untersuchungen etwa bei geeigneten Formen liegen von uns nicht vor. Wir erwähnen nur den völligen Schwund der Mesophyllschichten.

Besonders die Betrachtung der Sporangien und auch der Prothallien geben uns — außer der Serologie — mit Wilkoewitsch (57a) einen Stützpunkt, von ihnen die *Salviniaceae* abzuleiten.

g. Salviniaceae.

Geologisch sind sie erst aus der Kreide bekannt, somit als sehr jung zu bezeichnen.

Daß wir bei manchen Wasserfarnen, wie *Azolla* (77) und *Salvinia* (76) ganz unregelmäßige Dinge vorfinden, kann uns bei der Reduktion dieser Formen nicht verwundern. Die Resorption der gemeinsamen Wände der Schließzellen bei *Azolla caroliniana*, die zur Richtung dieser Wände rechtwinkelige Stellung der Spalten und die verzerrte Form kann uns eigentlich nicht als Funktionsloswerden unverständlich bleiben. Sie teilen solche Wandlungen mit der Stomata vieler Laubmoose, welche ja auch ohne Zweifel vielfach äußerst reduzierte Bildungen sind. Daß eine reduzierte Bildung aus dem Archetyp heraus oft dieselbe Form wie aus den Typen mit Nebenzellen annehmen kann, verwundert uns nicht. Es gelang uns nicht, mit der nötigen Schärfe eine Micellierung der Nebenzellen bei *Azolla* nachzuweisen. Im Hinblick auf das, was später über die Schwimmblattypen gesagt werden muß, müssen wir das völlige oder fast völlige Fehlen der Außenhörner bei *Salvinia* und *Azolla* mit Haberlandt betonen (l. c. Seite 426) und auf den Ersatz des durch die Außenhörner bedingten Schutzes gegen Eindringen von Wasser durch die Behaarung und Wachs hinweisen, die dasselbe erzielten. Bei vielen unbehaarten Farnen nasser Standorte finden wir dagegen den Schwimmblattyp. Uebrigens glauben wir es nicht besonders betonen zu müssen, daß bei *Azolla* und *Salvinia* (wenn auch nicht ganz leicht) die Radiomicellierung der Stomata nachzuweisen war. Eine Verholzung fehlt bei *Salvinia nutans* und *Azolla filiculoides* nach Kaufmann (l. c.) völlig. Während nun Goebel (50, Seite 1206) ein Offenbleiben der Stomata bei *Salvinia* annimmt, scheint, wie später ausgeführt, eine gewisse Bewegung hier doch nicht ganz unmöglich zu sein. Dort wird auch auf den Ersatz der Außenhörner durch die Behaarung zurückzukommen sein. Deutlich ist hier ein Unterschied gegen die *Marsiliaceae*, die bekanntlich gerade die Außenhörner besitzen. Obwohl es sich erwarten ließe, daß die Familien der *Matoniaceae* und *Dipteridaceae* interessante Verhältnisse zeigen, mußten wir infolge

Mangels an Untersuchungsmaterial auf eine Bearbeitung verzichten. Beide haben einen schrägsteilen bezw. schiefen Annulus, der sie hier einreihen läßt. Sicher kommen sie im Mesozoikum reichlicher vor; die *Dipteridaceae* könnten vielleicht, außer im Rhät u. Lias, auch noch im Kulm oder Rotliegenden gefunden sein, womit sie bis an die Grenze des Palaeozoikums reichen würden. — Ebenfalls ausgesprochen schräge Annuli haben die

h. Cyatheaceae.

Wir bezeichnen mit diesem Namen die Familiengruppe der eigentlichen Baumfarne im weiten Sinne. Das geologische Vorkommen ist sicher aus dem Jura bis zum Lias belegt und unsichere Reste an der Grenze des Palaeozoikums könnten hierher gestellt werden. Schon Haberlandt (60 u. 3) hat Stomata von *Alsophila* untersucht und als zum Schwimmblattyp gehörig befunden, auf dessen Eigenheit wir insgesamt eingehen werden, weil er konvergent öfters erworben ist und damit besser gemeinsam abgehandelt werden dürfte. Porsch (35) hat die Kenntnis verbreitert und ähnlichen Bau auch für *Cyathea, Balantium* und *Dicksonia* nachgewiesen. Er scheint demnach innerhalb dieser Familie weit verbreitet zu sein (Taf. IV, Fig. 8).

Die *Cyatheaceae* sind von den Tropen bis in kühlere, südliche Gegenden besonders an sehr feuchten und regnerischen Standorten verbreitet. Ein Schutz gegen das Eindringen von Wasser in die Schließzellen ist damit nur zu verständlich. Die Untersucherin der Oeffnungsweite (Kaufmann 68) fand immer ein Eindringen von Xylol. Sie konnte selbst mit Glyzerin und nach der Lloydschen Methode keinen Verschluß erzielen. Auch unsere Präparate in Glycerin ergaben nach Aufhellen des Inhaltes immer offene Stomata. Dabei ist die Außenöffnung (Bild I, Fig. 8) schmal und lang; sie zieht sich unter Erweiterung zum Kreise nach innen zusammen. Das Ganze hat eine gewisse Aehnlichkeit mit der Spaltöffnung von *Marattia*. Aber es ist von oben gesehen nicht der Absatz des mittleren, auch hier stärker verdickten Teiles gegen die etwas dünneren Enden zu erkennen. Die Stomata sind radiomicellat. Auffallend ist jedoch das Fehlen der antagonistischen Micellierung der Nebenzellen (Bild 1). Es ist der einzige, uns bis jetzt bekannte Fall des Fehlens des Antagonismus der Nebenzellen bei den eigentlichen Leptosporangiaten. Es ist nun zu fragen, gehören diese Spaltöffnungapparate wirklich zu dem Archetyp oder nicht? Wir möchten diese Frage verneinen, weil es sich bei der ganzen Epidermis um stark verdickte Membranen handelt. Es wäre da vielleicht die Untersuchung junger Wedel wertvoll; wir möchten glauben, daß sich hier der Antagonismus nachweisen ließe. Die Querschnittsbilder zeigen die mächtige Verdickung der stark verkorkten Außenhörner. Gegen die Nebenzelle ist immer außen ein oft noch schärfer abgesetztes Gelenk vorhanden; bei *Alsophila* ist es ein breiter Streifen. Gegen den Spalt ist ebenfalls eine Verjüngung vorhanden; der Hinterhof fehlt und häufig ist die Innenwand noch mehr zurückgezogen und verdünnt, als die Zeichnung wiedergibt. Im Alter erweist sich (68) die ganze Wand der Schließzellen verholzt. In der Jugend verdickt sich nach Kaufmann eine Leiste der Schließzelle zuerst und

verholzt später. Zuvor ist die gemeinsame Wand verholzt. Die Dinge verlaufen weiter so, wie sie bei *Osmunda* usw. oben geschildert wurden. Die dünne Stelle der Bauchwand bleibt zunächst noch unverholzt. *Cibotium Schiedei* verhielt sich nach ihren Untersuchungen ebenso. Auf Längsschnitten beobachtet man sehr häufig die obere Mitte stark verdickt; der Rand dagegen ist dünn und auch nach innen etwas tiefer als die zurückgezogenen Teile der Mitte. Man hat hier eine weiter von der marattioiden Form entfernte Gestalt. (Fig. 8, Bild 5). Es ist hier schon einzuschalten, daß bei einer Reihe von *Polypodiaceae*, wie *Dennstädtia, Microlepis, Diplazium* ganz ähnlich gebaute Stomata vorkommen (Taf. V, Fig. 9, Bild 3); diese haben aber zum Teil noch Beweglichkeit. Wir gehen hier nicht näher darauf ein, da wir sie nicht auf Micellierung untersuchen konnten.

Wir kommen nun zu dem jungen Formenkreise der Leptosporangiaten zu den

i. Polypodiaceae.

Diese erscheinen im Lias und Rhät; aus dem Palaeozoikum ist kein hierher setzbares Fossil bekannt. (Taf. V, Fig. 9).

Es muß befremden, daß die *Polypodiaceae*, wohl zum Teil eine Spitzenentwicklung der Leptosporangiaten (83a) in den Spaltöffnungen gerade den Archetyp besitzen sollen (Kraus l. c.), wenn auch Porsch (l. c.) von einem Pteridophytentyp spricht. Sehen wir uns die Diagnose des Archetypes an, so ist die erste Forderung: Nebenzellen fehlen; die Bewegung erfolgt nach innen und außen. Die Nebenzellen werden an Gelenken am Querschnitte erkannt. Die Wände sind häufig unregelmäßig.

Solche unregelmäßig geformten Stomata haben wir bei den normalen *Polypodiaceae* nicht vorgefunden; aber die Bilder von Porsch von *Neottia*-Stengeln zeigen solche unregelmäßige Formen bei den reduzierten Spaltöffnungen auf. Wir können ähnliche Bilder auch sonst bei Pflanzen heterotropher Lebensweise usw. finden, die sicher keinen Archetyp der Stomata darstellen.

Die nach dem Archetyp gebauten Stomata unterscheiden sich nicht von der Umgebung. Bei den Farnen ist die äußere Kutikularleiste stark, die innere schwach entwickelt. Dieser richtige „Archetyp" ist vorhanden bei *Phegopteris Dryopteris* und *Ph. Robertianum, Adiantum Capillus-Veneris, Polypodiumarten* und *Didymochlaena*. Wir bilden den Querschnitt von *Adiantum* ab (Bild 1, Fig. 9). Der Typ soll eine hygrophile Ausbildung sein. Sollte es sich da nicht um eine Reduktionsbildung handeln? Es finden sich nun Gelenke an den Schließzellen selber, z. B bei *Polypodium aureum* eines an der Bauch-, das andere an der Innenwand. Auch andere Farne besitzen solche Gelenke, von denen wir nach Kraus *Diplaxium celtiforme* abbilden (Bild 3, Fig. 9).

Mit breiten Leisten auf der Außenseite sind die dem hygrophilen Typ angehörigen Formen ausgerüstet, von denen wir *Athyrium-Filix-femina* und *Blechnum brasiliense* hervorheben. Bei den xerophilen Formen, wie *Aspidium Filix-mas* u. *Scolopendrium vulgare,* sind die Gelenke schmaler; ja es können zwei Gelenke, eines in der Nähe der Kutikularleiste, eines in der Nähe der Nebenzelle, erscheinen. Die

Bewegung geht nach außen, also umgekehrt wie man das sonst — bei *Helleborus* — annimmt. Betrachtet man sich nun die Bilder, so sind die Nebenzellen oft ziemlich dünnwandig, wie das bei den Dikotylen auch nicht anders ist. Es ist die Bewegung der Stomata durchaus nicht so starr auf den Querschnitt beschränkt, wie ja schon die Erweiterung des Spaltes immer eine Dehnung in der Horizontalen voraussetzt, die durch die überall vorhandene Radiomicellierung bedingt ist. Tatsächlich konnten wir diese bei allen untersuchten Farnen vorfinden. Bei Formen des hygrophilen Types wie *Dryopteris Robertiana* und *Athyrium Filix-femina* war der Antagonismus der Nebenzellen durch die Dünnheit der Wände nicht sehr klar und deutlich nachzuweisen; immerhin gelang das mit Oxaminfärbungen. Unverkennbar jedoch ließ sich schon ohne Färbung der Antagonismus der Nebenzellen bei *Pteridium aquilinum, Aspidium Filix-mas* und *Blechnum spicant* beobachten. Dadurch ist aber eine Beziehung der Nebenzellen zu den Stomata gezeigt, wofür wir eine Abbildung (Bild 4—6) beigeben. Damit ist der Archetyp gefallen.

Schon die Entwicklung des Außenhornes bei vielen Farnen bezeugt, ebenso wie ihr leichtes Vertrocknen und der Standort, den hygrophilen Charakter. Bei solchen Hygrophyten ist dieselbe Beschaffenheit der Stomata und auch die Dünnheit der Wandungen die Regel. Wir konnten so bei *Lemna, Potamogeton*-Arten, *Callitriche* u. a. m. oft kaum die Radiomicellierung, geschweige denn die antagonistische Micellierung der Nebenzellen nachweisen; die Methode hat eben ihre Grenzen in der Dünne der Wände. Zudem sind das dann häufig dermaßen reduzierte Formen, die keine richtige Beweglichkeit mehr besitzen. Wir halten also den reduzierten Typus der Blütenpflanzen sowohl wie den mancher Farne für alles andere denn für einen Archetyp, abgesehen davon, daß wir ja im Antagonismus der Nebenzellen bei vielen Verwandten die Beziehungen der Nebenzellen zu den Schließzellen gefunden haben. Man darf nicht den Gedankengang der Primitivität der leptosporangiaten Farne annehmen und muß die Spaltöffnungen auch noch von der Fläche betrachten. Auch an ganz jungen, noch mit dem Prothallium in Verbindung stehenden Farnpflänzchen konnten wir die deutliche Radiomicellierung und auch teilweise die antagonistische Micellierung der Nebenzellen nachweisen.

Die Epidermis einer sehr großen Anzahl von Farnen, besonders von Hygrophyten, ist stark gewellt und besteht aus flächigen, tafelförmigen Epidermiszellen, weshalb die Nebenzellen morphologisch nicht so sehr hervortreten. Eine gleiche Beschaffenheit eignet übrigens den meisten flächigen Blättern der Dikotyledonen. Ob es sich hierbei wirklich nur um eine Verzahnung der Vergrößerung des Zusammenhaltes handelt, oder ob dabei nach Rudolf eine Vergrößerung der kutikulären Transpiration eine Rolle spielt, soll hier nicht entschieden werden. Jedenfalls ist bei diesen Vorgängen die flächige Ausbreitung bei der Entfaltung mit beteiligt. Wir verweisen unter anderem auf Riebner (49, Seite 294), wo die nachträgliche Wellung der Epidermiszellen gezeigt wird. Aber ein gewisser Unterschied besteht doch zwischen den *Selaginellaceae* und den Farnen wie auch den Dikotylen, die sich äußerlich hierin anschließen. Während dort die Spaltöffnungen

noch nicht aus der Epidermis herausgehoben sind und sie bei diesem Vorgange in ihren Formen nachträglich (wohl passiv) verzerrt werden, bleiben sie bei den Farnen (soweit unsere Untersuchungen reichen!) ebenso wie bei den Dikotylen unverzerrt. Sie sind eben keine Archetypen mehr und aus der Epidermis durch die antagonistischen Nebenzellen herausgenommen. Daß die Wellung der Epidermiszellen eine verwickelte Micellierung schafft oder, richtiger gesagt, eine solche oft zur Voraussetzung hat, können wir aus der Verbreiterung leicht verstehen. Ebenso wird es uns begreiflich werden, daß die Richtung der Stomata durchaus unregelmäßig geworden ist. Es ist das eine Erscheinung, die uns ja schon bei den flächig ausgedehnten Blättern der Monokotylen entgegentritt im Gegensatz zu oft schmäleren Teilen desselben Blattes.

Hinsichtlich der Zahl der Nebenzellen können wir verschiedene, oft auf demselben Blatte vorkommende Fälle unterscheiden. Es finden sich 5—6, oft noch ± regelmäßig um das Schließzellenpaar gelagerte Nebenzellen. Doch beobachten wir oft auf demselben Blatte unter Verringerung der Zahl ein Zusammendrängen an einem Pole. Wir bilden das in Fig. 9, Bild 4 ab. Die Zahl kann aber auch ohne das auf 2 verringert werden. Wir erwähnen dieses Zusammengehen der Nebenzellen im Hinblick auf *Aneimia* (siehe oben).

Die Verholzung der Schließzellen der *Polypodiaceae* ist von Kaufmann (68) eingehend studiert worden. Es wird dort eine ganze Anzahl von Arten und Gattungen angeführt, die dadurch ausgezeichnet sind. Wir greifen die von uns untersuchten und einheimischen Vertreter heraus: *Dryopteris Filix-mas, Blechnum spicant, Polypodium vulgare.* Die Verholzung greift oft von der gemeinsamen Wand auf die der Nebenzellen über. Da, wo sich die Innenwand gabelt, ist oft eine knopfförmige Verdickung und Verholzung ausgebildet; wer in allen Dingen mechanische Funktionen sieht, wird das vielleicht als eine einreiß-sichere Konstruktion deuten wollen

Besonders stark ist die Verholzung bei *Pteridium aquilinum* (Fig. 10, Tafel VI). Das Außenhorn ist bei diesem Farne besonders kräftig ausgebildet und verhindert auch bei offenem Spalte das Eindringen von Wasser; es ist auch am Spalt stark verholzt. Da die Spalten gut geschlossen werden, bewirkt den Schluß die Bauchwand. Wir sehen besonders an Längsschnitten eine deutliche Annäherung an den marattioiden Typ (Fig. 10, Bild 2 u. 3). Die Epidermiszellen sind an der Außenwand kräftiger als an der Innenwand verholzt, jedoch gerade nicht in der Nachbarschaft der Schließzellen. Dieses Aussparen der Verholzung ist noch deutlicher bei *Polypodium angustifolium,* dessen Bild wir bei Kaufmann (Fig. 10, Bild 8 u. 9) finden. Wir finden ein Gelenk, zudem hat die Verfasserin die Beweglichkeit erwiesen.

Solche marrattioide Schließzellen gelang es uns bei einer ganzen Anzahl von Polypodiaceen, die auf mehr oder minder trockene Standorte gehen, aufzufinden. Wir möchten die Hygrophyten im Bau der Stomata nicht für ursprüngliche, sondern für abgeleitete Formen halten; sie haben den marattioiden Bau der Stomata aufgegeben. Nicht unbedingt beweiskräftig ist in diesem Zusammenhang die Erscheinung,

daß gerade die Ablagerungen, die den Florenbruch (z. B. Gondwana) bringen, das Perm, der Röt, ein Teil des Keupers sicherlich trockeneres Klima besaßen als das Karbon. Man könnte den Gedanken entwickeln, daß daher die xeromorphen Formen die Träger der Entwicklung gewesen seien. Aber bei der ungeheuren Ausdehnung der Festlande werden sich immer andere Pflanzen gehalten haben, so daß solche Gedankengänge keine unbedingte Beweiskraft haben.

Die Betrachtung der Epidermisabzüge von epiphytischen *Polypodium*-Arten (wie *P. aureum*) weisen nichts Besonderes auf; wir finden 2—5 antagonistische Nebenzellen. Vor allem kann man in der Flächenansicht keinen Anhaltspunkt für die Wandverdickung in der Mitte finden, weil der Uebergang allmählich ist. Von dieser Art ist der schmale Ansatz der Schließzellen an den Nebenzellen seit Kraus (10) bekannt und Guttenberg (35) vergleicht mit *Lycopodium squarrosum* unter Betonung des Gelenkes in der Mitte der Bauchwand und der Verjüngung der Innenwand gegen die Rückwand (Fig. 10, Bild 14). Die Gelenke sind nicht mehr stark betont. Deutlich erkennt man die Verdickung der Mitte an Längsschnitten und beim Betrachten der Enden (Fig. 10, Bild 13).

Viel besser kann man den marattioiden Bau beim Betrachten der Längsschnitte folgender mehr oder minder an trockenen Stellen gewachsener Farne erkennen: *Pteridium* (Bild 2), *Blechnum spicant* (überwinternde Blätter 17) *Notochlaena* (5), *Ceterach* (12). Im Einklang damit sind die apikalen Querschnitte durch dünne Wände ausgezeichnet. Bei *Pteris* (3) kann man infolge Verdickung der Oberseite sogar fast dreieckige Formen sehen. Im sonstigen Bau sind natürlich auch Verschiedenheiten vorhanden. Doch ist die starke Ausgestaltung des Außenhornes auch bei Formen wie *Ceterach* eigentlich verblüffend. Die Stomata stehen in dem Schuppenpelze erhaben; da dieser Wasser ansaugt, so könnte das als ein Schutz gegen das Benetzen bei einmal vorhandenem Durchnässen gedeutet werden. Es kann im Schuppenpelze der Antagonismus der Nebenzellen verloren gehen (*Ceterach*). Kennzeichnend aber für diese Form ist der marattioide Bau.

Ueberblick über die phylogenetische Entwicklung des Spaltöffnungsapparates innerhalb von Archegoniaten und Gymnospermen.

Wir wollen nun zum Schluß noch einmal kurz die ganze Entwicklung des Spaltöffnungsapparates übersehen. Wir bitten Tafel II, Fig. 3 zu vergleichen. — Der Beginn der Entwicklung ist schon mit dem Betreten des Landes gegeben. Sobald die Pflanzenwelt das Wasser verließ, mußte sie zunächst noch zeitweilig feuchte Standorte bewohnen. Die fein zerteilten Thalli mußten sich zusammenschließen und mit einer geschlossenen Epidermis überziehen. Da nun aber für die Assimilation die Luft und die Kohlensäure Zutritt haben und die Nährsalze nach oben gezogen werden mußten, so enstanden einfache Atemöffnungen innerhalb dieser Epidermis.

Der nächste Schritt war ihr Verschluß durch Eigenbeweglichkeit. Das Oeffnen einer festen Haut*) konnte nur durch Wachsen in radialer Micellierung erfolgen. Die Haut differenzierte sich nicht völlig, sondern

*) mit Kutikula.

behielt ihre Elastizität. Damit hatten wir den ursprünglichen Typ einer Spaltöffnung, sagen wir nach Art mancher *Marchantiaceae*. Der Diplont trug im Inneren noch die Eigenschaften des Haplonten, und seine abweichende Gestaltung ist wie bei den Moosen nur eine Folge der Entwicklung. Es ist daher kein Wunder, daß er die Gestaltung des Haplonten (wenn auch geändert) übernahm. Er bildete die Spaltöffnungen, wenn auch oft durch den zunächst kleineren Raum verkleinert. Wir finden eine Gestaltung, wie wir sie etwa bei *Anthoceros* haben. Von hier aus gehen drei bis vier Entwicklungen. Erstens die der Lebermoose: Die ungeschlechtliche Generation wird sehr kurzlebig; sie verliert die Fähigkeit, sich auch nur zum Teile selber zu ernähren. Es bildet sich eine verkleinerte Kapsel, die einen raschwüchsigen Stiel zum Emporheben bekommt. Nur zögernd verlassen die Gewächse den thallösen Bau, verlieren die verwickelte anatomische Gestaltung des Thallus und weisen allmählich eine größere vegetative morphologische Differenziation auf. Sie können keine Spaltöffnungen brauchen und haben sie restlos verloren.

Zweitens: Eine kleine Gruppe (etwa um *Sphagnum* und die *Andraeaceae* herum) bildet ebenfalls den Sporophyten weitgehend zurück. Seine Spaltöffnungen werden zwar noch angelegt, ja können noch Ansätze von Spalten zeigen (Porsch, 35), aber ein echter Spaltöffnungsapparat ist bei der Kurzlebigkeit unnötig, der Stiel wird durch das Pseudopodium ersetzt. Es tritt etwas Aehnliches ein wie bei dem der Lebermoose, nur daß der Haplont das Organ ausbildet.

Drittens: Nicht so rasch geht die Gestaltung des Sporophyten bei den Laubmoosen verloren. Wir haben auch hier eine teilweise Unterdrückung der anatomischen Gestaltung; nur die Leitorgane erreichen eine gewisse Vollkommenheit. Die Gewächse werden damit befähigt, trockenere Stellen lebend, nicht nur latent (schlafend) in der trockenen Zeit zu besiedeln *(Polytrichaceae)*. Der langlebige Sporophyt behält die Spaltöffnungen lange Zeit und kann selber zum Teil assimilieren, ist zunächst wenigstens nicht rein parasitisch. Allmählich aber macht sich auch hier eine Reduktion des Sporophyten geltend, die dann zu einer Kapsel führt. die herzlich wenig von der der Sphagnen und Lebermoose unterschieden ist (*Cleistocarpae*) und keine Stomata hat.

Viertens: Mit der Vergrößerung des Sporophyten und, was das Wichtigste ist, mit der allmählichen Emanzipation aus der Abhängigkeit von Gametophyten heraus ist der Spaltöffnungsapparat immer besser geworden. Aber noch bei den Lycopodien, *Phylloglossum* und *Selaginellaceae* ist das Stoma ein Glied in der Epidermis.

Die Psilophyten dürften sich vielleicht (zum Teil mindestens) ähnlich verhalten haben. Wir haben den Archetyp der Spaltöffnung. Die Entwicklung zu den echten Polyciliaten, die wohl bei einer Gestaltung nach Art der *Psilotaceae* zuerst vorgenommen wurde, hat bereits die Nebenzelle geschaffen. Das größere Assimilationssystem erfordert zunächst eine Vergrößerung der Oberfläche. Dadurch erscheinen sekundäre Ausbreitungen der Epidermen. Es liegt daher nahe, daß der Spaltöffnungsapparat durch begleitende Nebenzellen aus der Epidermis herausgenommen wird. Das alles hat die Wedelgestalt begünstigt, die zunächst ein Verschmelzen der Assimilationssprosse,

Widmung.

Meinem ehemaligen Chef und Freund

Herrn Prof. Dr. Carl Mez

zur Vollendung

seines fünfundsiebenzigsten Lebensjahres.

Sonstige Arbeiten des Verfassers über die Micellierung der Spaltöffnungen:

1. *Orchidaceae.* — In Kirchner-Löw-Schröter: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. S. 580—602. Beendet 1936.
2. Die Micellierung der Turgescensmechanismen, Spaltöffnungen. — Mez-Archiv **39,** S. 268—309, 332—342, 1938/39.
3. Phylogenie der *Glumiflorae* — Mez-Archiv **39,** S. 177—205, 1939.
4. Die Bedeutung der Streichrichtung der Micelle für die Wachstums- und Bewegungsmechanismen. — Der Biologe **9,** S. 360—361, 1940.
5. Atemöffnungen der *Marchantiaceae.* — Biologia generalis 1941 ined.

Über den Micelldehnungssatz:

1. Die Differenzierungserscheinungen der Einzelzelle studiert an Algen und Haaren im Lichte der Micellehre. — Protoplasma **32,** S. 342—360, 1939.
2. Analyse des belebten Kohäsionsmechanismus der Wasserspeicher der Bromeliaceenblätter. — Mez-Archiv **37,** S. 267 usf., 1935.
3. Die Gelenke der *Oxalidaceae* und *Leguminosae.* — Biologia generalis **14,** S. 266—283, 1938.
4. Bewegungsmechanismen der Gramineen. — Beih. z. Bot. Centrbl. A. **60,** S. 483—556, 1941.
5. Die Blattgestalt und die Droseratentakeln im Lichte der Micellierung. — Biologia generalis **14,** S. 519—541, 1939.
6. Die Entwicklung und Micellierung der Blütenköpfe von *Taraxacum* usw. — Biologia generalis **14,** S. 507—518, 1939.

Dichroskopie und Dichroskopokular:

1. Die Dichroskopie mit dem Plattendichroskopokular als ein billiges und leistungsfähiges Verfahren der leptonischen Strukturuntersuchung. Blätter für Untersuchungs- und Forschungsinstrumente. E. Busch, Rathenow **14,** S. 25—27, 1940.
2. Dichroskopie u. Metachroskopie. — Protoplasma **35,** S. 237—262, 1940.

Benetzungsfragen:

1. Geraniumgranne. — Mez-Archiv **34,** S. 230—266, 1932.
2. Was bedingt die Schwimmfähigkeit der Samen der einheimischen *Orchidaceae* und der Sporen von *Lycopodium.* — Mez-Archiv **37,** S. 373—382, 1935.
3. Die physikalische Chemie der schwer benetzbaren Sporen und sägespanförmigen Samen. — Biologia generalis **9,** S. 616—656, 1934.

dann aber ihr Flächenwachstum voraussetzt. Die Spaltöffnung verdickt die Mitte; sie wird marattioid.

Aus dieser Form läßt sich einesteils die gymnospermoide Gestaltung der *Cycadaceae* und *Ginkgoaceae* ableiten. Die Epidermis ist das Festigungsorgan. Dadurch wird ein besonderer Typ von Spaltöffnungen geschaffen. Andererseits aber haben wir immer eine Vereinfachung des Spaltöffnungsapparates bei vielen Pteridophyten.

Die Epidermis der Blätter verliert ihre mechanischen Eigenschaften mehr; die Wedel werden weich. Die Stomata werden die des Pteridophytentypes nach Porsch, die man besser als filicoiden Typ bezeichnen könnte. Die Pflanzen, die auch noch austrocknende oder antrocknende Stellen bewohnen, behalten besser den marattioiden Typ als die Hygrophyten.

Während diese Polyciliaten immer in dem Gametophyten den Wasserpflanzencharakter der Haplophase stark bewahren, verliert sich dieser schon innerhalb der *Selaginellaceae* allmählich. Hand in Hand geht damit die eigentliche Ausbildung des Blattes, die schon innerhalb der *Lycopodiaceae* auftaucht. Die Gestaltung des echten Blattes erfordert ein Flächenwachstum und so sehen wir denn beim Auftauchen größerer Blätter, bei den Coniferen, die Nebenzelle immer deutlicher werden. Die Betonung der Epidermis und Hypodermis als Festigungsorgan erzielt nun einen ganz besonders eigenartigen Typ der Spaltöffnung, den coniferoiden.

Die Angiospermen dagegen haben von Anfang an das biegsame flächige Blatt und damit einen anderen Typ der Spaltöffnung. Die Nebenzelle ist bei den ursprünglichen Gattungen vorhanden, aber die Verdickung der Stomata ist nicht so extrem; sie ist eigentlich der Gestaltung von *Anthoceros* in der Schließzelle ähnlicher als die der Coniferen. Es ist interessant zu sehen, daß einerseits auch bei den Coniferen mit der Aufgabe der starren Epidermis und Hypodermis *(Gnetum)* die Spaltöffnung sich der Gestalt der Angiospermen annähert. Andererseits ist da, wo die Epidermis, sei es die des Blattes selbst (manche *Liliaceae, Gramineae, Cyperaceae*), sei es die des Phyllodiums oder Phyllocladiums, die Festigkeit übernimmt, immer die Neigung zu einem Bau der Stomata vorhanden, den man gymnospermenähnlich nennen kann.

V. Die Stomata der Angiospermen.

Es muß daher die Aufgabe sein, zunächst den normalen Bau der Spaltöffnung der Angiospermen zu betrachten und dann deren Abwandlungen vorzunehmen.

Fragen wir nach den wohl am niedrigsten stehenden Angiospermen, so werden wir diese wohl bei den *Magnoliaceae* (und *Cercidiphyllaceae)* zu suchen haben. Dafür spricht einstweilen der Gliederreichtum der Blüte, die oft unverkennbare Aehnlichkeit der Frucht mit dem Zapfen, die Apokarpie, der Gymnospermenbau des Holzes und nicht zuletzt auch das Ergebnis der Serologie. Kein geringerer als Strasburger hat diese Gedankengänge anatomisch verfolgt und hat bei den Pflanzen unter anderem nur den gewöhnlichen Bau der Angiospermenspaltöffnung gefunden.



a) Die ursprünglichsten Typen sind die Normaltypen mit antagonistischen Nebenzellen. Magnoliaceen und Drimydaceen.

Die Ausgänge der Spaltöffnungen der mit Wachs bereiften Blätter von *Drimys Winteri,* die uns zur Verfügung standen, sind etwas eingesenkt und mit Wachs verstopft. Wenn man die Schilderungen der Standorte dieser Pflanze in den subantarktischen Regenwäldern z. B. bei Neger (78) liest, dann wird man das als Schutz gegen Eindringen von Wasser (siehe später) verstehen. Ob das auch gleichzeitig ein Transspirationsschutz ist, wie der Autor infolge der Kälte und damit Erschwerung der Wasseraufnahme durch die Wurzeln annimmt, das könnte man vielleicht bezweifeln. Es soll selten einmal die Sonne durchbrechen und dann urplötzlich die Transpiration der erhöht stehenden Bäume groß werden, sodaß eine xeromorphe Ausstattung nötig ist. Die Verhältnisse erinnern an die „xeromorphen" Anpassungen der Moor-Ericaceen. In der Mitte des medianen Querschnittes haben die Innenwände eine starke Verdickung aus Zellulose; die Außenwände sind stark kutinisiert. Die Apikalquerschnitte lassen hingegen dünnere Wände erkennen, was auch in den Längsschnitten an dem hantelförmigen Lumen der Zellen hervortritt. Die Verdickungen sind symmetrisch gelagert, setzen aber nicht plötzlich, sondern allmählich ab, sodaß von der Fläche die Verdünnung nicht zu sehen ist. Da die beiden ausgesprochen antagonistischen Nebenzellen rechts und links von der Spaltrichtung (Fig. 11, Bild 1—4) unten die Spaltöffnung umfassen, so ist ein Bild nach Art von *Helleborus* vorhanden, dessen Stomata sich nur durch die dünnen Enden unterscheiden; die Stomata selbst sind ausgesprochen radiomicellat. Wir werden also eine Bewegungsfähigkeit nach Art des *Helleborus*-Types in der Vertikalen und nach Art des Cyperaceen-Types in der Horizontalen erwarten dürfen. Die Bewegung ist offenbar außen etwas gehemmt und erfolgt wegen der Dünnwandigkeit vornehmlich innen, also schräg nach unten, wobei die Radiomicellierung von Bedeutung ist.

b) Die Unmöglichkeit, die Stomata der Magnoliaceen etc. von denen der heutigen Coniferen abzuleiten, von der Jugendform dagegen ist das möglich.

Von der Gestaltung der erwachsenen Coniferen ist diese Art der Ausbildung wegen der fast cyperaceenartigen Verdickung nicht abzuleiten, weil die Coniferen bekanntlich längsmicellate Stomata haben. Aber die Organisation der jungen Stomata, der Keimblätter, der Coniferen ist hier schon ähnlicher. Infolge des Fehlens von untersuchbaren Zwischengliedern wird man geneigt sein, zwei Gedankengänge als möglich hinzustellen: entweder verkörpert *Drimys* einen Spaltöffnungstyp oder einen Abkömmling von ihm, der dem Ausgangspunkte der Coniferen nicht ferne steht und heute in der Jugendform der Keimblätter dieser Gewächse gelegentlich noch zu erkennen ist, weil diese ja auch (siehe oben) oft radiomicellat sind. Oder aber wir haben es mit einer Spezialisation eines reinen Dikotyledonen-Types zu tun, der

eben ähnliche Bildungen erzeugte. Wir möchten uns nicht absolut festlegen.

Solche Spaltöffnungen sind bei den *Ranales* gar nicht selten; wir möchten nur an die Aufstellung des *Helleborus*-Types durch Schwendener (1) erinnern, dabei aber betonen, daß dieser durchaus nicht etwa der Typus der *Ranunculaceae* und dieser Familie allein ist. Das Vorbeulen der Rückwände und das Vergrößern der Bögen der Bauchwände ist bei diesem Typ ja schon besprochen worden oder läßt sich von den Monokotyledonen auf diese übertragen (siehe oben).

Bereits im nächsten Verwandschaftskreise der *Drimydeae*, bei den *Cercidiphyllaceae*, die morphologisch und serologisch sehr nahe stehen und aus ihnen somit ableitbar sind, haben wir einen ganz anderen Typ der Epidermis. Während die Umrisse der Epidermiszellen bei *Drimys* geradlinig sind, finden wir bei *Cercidiphyllum japonicum* Wellungen. Nach unseren Beobachtungen und denen von Riebner (47) ist die Wellung der Epidermiswände eine nicht ursprünglich in der Blattentfaltung an sich begründete Erscheinung, sondern eine Folge der flächigen Ausbreitung der Blätter. Hierbei werden die Spaltöffnungsapparate aus der ursprünglich meist regelmäßigen Lage mit dem Spalte in der Längsachse des sich streckenden Blattes herausgebracht und mannigfaltig verdreht und verschoben. Es ist die Epidermis mehr passiv als aktiv tätig. Ferner zeigten die Stomata der von uns untersuchten, schattig gewachsenen Büsche von *Cercidiphyllum* (aus einer Baumschule im Walde) häufig die Erscheinung des Heraussstehens aus der Epidermis. An den Enden war je eine breite große Nebenzelle mit oft undeutlicher Micellierung, an den Seiten 2—6 schmalere, senkrecht zum Spalte verlängerte Nebenzellen; diese zeigten leider eine so schwache Doppelbrechung, daß der Antagonismus nicht sicher bestimmbar war. Diese Nebenzellen greifen unter die Schließzelle und heben sie über die andere Epidermis hinaus. Man pflegt diese hygromorphe Erscheinung mit Recht als einen Benetzungsschutz zu deuten (siehe hinten).

Wir haben schon hier die Vertreter der zwei Hauptkonstruktionen der Epidermen, der Angiospermen und der Dikotylen.

c. Die Stomata der Dikotylen im Normalfalle.

Wir unterscheiden also einmal die gradlinig begrenzten Epidermiszellen und dann die gewelltwandigen.

Die gradlinige Begrenzung der Epidermiszellen macht uns keine Schwierigkeiten. Die Micellierung der Zellen ist meist absolut klar, entweder längsmicellat, wenn eine Flächenausbreitung da ist, wobei man allerdings fast immer eine quermicellate Primärmembran nachweisen kann, oder aber die ursprüngliche Quermicellierung ist beibehalten. Die Schließzellen werden von deutlichen Nebenzellen (in der Flächenansicht betrachtet) umgeben (z. B. bei *Rhododendron, Tilia, Dianthus, Drimys)*, oder die Nebenzellen sind so ohne weiteres nicht zu erkennen und von oben gesehen mit den sonstigen Epidermiszellen gleichgestaltet, wenn auch oft zu einer Art von Ring um die Schließzellen angeordnet (*Buxus sempervirens*, *Senna*-Blätter, *Arcto-*

staphylos uva ursi, Daphne cneorum, Syringa, Fraxinus excelsior, Ribes aurea). In allen diesen Fällen konnten wir den Antagonismus deutlich erkennen, der ebenso wie Gelenke usw., die Nebenzellen kennzeichnet. Diese Typen sind besonders bei lederigen, saftigen Blättern hin und wieder zu finden und bei den Monokotyledonen am häufigsten.

War dieser Bau der Epidermis bei den Dikotyledonen seltener, so ist der mit gewellten Zellen geradezu als ihr Normal-Typ zu bezeichnen; er eignet besonders den dünnen flächigen Blättern. Wir möchten hinsichtlich der „Gründe" hierfür besonders auf Linsbauer (72) und Rudolf (79) verweisen. Bei diesen Wandlungen erscheint eine ziemlich verwickelte Micellierung der Epidermiszellen; es kommt zu Zugspannungen. Während sich aber diese bei den Selaginellen, wie oben erwähnt, so auswirken, daß die Spaltöffnungen selber verzerrt werden, ist das bei den Gefäßkryptogamen mit Nebenzellen nicht der Fall. Es ist eigentlich kennzeichnend, daß auf verschiedenen Aesten des Pflanzenreiches diese Eigenschaft zweimal mit den Nebenzellen erworben wird, einmal bei der flächigen Ausbildung der Wedel als Sproßsysteme, das andere Mal bei den echten Blättern. Bei diesem Vorgange kann innerhalb der Angiospermen die Nebenzelle selber in den Verbiegungs-Vorgang mit einbegriffen werden; wir finden dann keine ohne Weiteres in Flächenansicht kenntliche Nebenzellen.

Durch die Micellbestimmung und häufig durch den Querschnitt und das Auffinden von Gelenken usw. kann man die Nebenzellen als solche erkennen. Im Gegensatz zu den Selaginellaceen und den Lycopodien finden wir immer die seitlich zum Spalte gerichtete antagonistische Micellierung der Nebenzellen selber oder zum mindesten der der Spaltöffnung benachbarten Zellen. An den Enden ist eine solche Ausbildung meist auch zu finden, aber nicht immer. (So bei *Ranunculus lanuginosus, Gentiana verna, Ligustrum*). Dieser Typ mit den durch Wellung verwischten Nebenzellen, den häufigsten unter den Dikotylen, fanden wir bei *Ranunculus lanuginosus, Hepatica triloba, Helleborus foetidus* und *H. niger, Ficaria verna, Papaver somniferum, Geumurbanum, Pimpinella magna, Pastinaca, Heracleum sphondylium, Impatiens Balsamina, Pelargonium, Polygala chamaebuxus, Pirola rotundifolia* (Bild 4) *Ligustrum, Gentiana verna, G. asclepiadea, Sweertia, Vinca minor, Plantago lanceolata, P. major, Sambucus nigra, Adoxa, Valerianella olitoria, Valeriana officinalis, Bellis, Dahlia, Taraxacum* und anderen mehr. Es gibt aber unverkennbare Typen, bei denen die Nebenzellen gestaltlich sich von den anderen gewellten Epidermiszellen unterscheiden, ja sogar die Wellung vermissen lassen. Es ist dann mehr und mehr der gesamte Spaltöffnungsapparat einschließlich der Schließzellen aus dem Entfaltungsvorgange der Epidermis herausgenommen. Von Vorkommen dieser Art heben wir *Veronica hederifolia, Galium rotundifolium, Salvia glutinosa* (Bild 3) und *Cercidiphyllum* hervor. Ein detailliertes Studium der Entwicklungsgeschichte der Epidermen würde da sicher ganz nette Ergebnisse erzielen, fiel aber doch zu sehr aus dem Rahmen dieser Arbeit.

Zur Illustration dieser Typen seien einige derselben in einer Tafel (Tab. VII; Fig. 12) wiedergegeben.

Als Besonderheit sehen wir vornehmlich bei breiter Anheftung der Enden in der Epidermis nicht nur bei Monokotylen sondern auch bei Dykotylen den Spitzentyp, der sich durch Fortsetzung der radialen Micellierung der den beiden Schließzellen gemeinsamen Membran in die Nebenzelle hinein auszeichnet. Die sonstigen Endwände haben dagegen den Antagonismus mit jenen der Nebenzellen (*Parnassia*, (Bild 1, Fig. 12), sonst fanden wir das bei *Papaver somniferum* und *Sweertia perennis)*.

Daß innen die Stomata von den Nebenzellen umwallt sind, ist natürlich häufig zu finden: wir erwähnen das für *Parnassia, Papaver, Cercidiphyllum, Chrysosplenium, Adoxa*, wo es an allen Seiten und Enden, bei *Hepatica* und *Sweertia*, wo es sich nur an den Seiten findet.

d. **Der taxonomische Wert der Spaltöffnungstypen der Dikotylen.**

Die Systematische Anatomie, allen voran Solereder (80) hat immer die Lage der Nebenzellen als phyletisches oder vielleicht besser gesagt systematisches Einteilungsprinzip verwendet. Sie gelangte so zu verschiedenen Typen, die für die Familien besonders kennzeichnend sind. Schon Prantl (cit. nach 80) und Vesque (cit. nach 35) haben diese unterschieden und letzterer mit besonderen Namen belegt. Nach diesen Gedankengängen spielt also die Richtung der die Bildung der Stomata vorbereitenden Wände, sowie die Zahl und Lage der Nebenzellen zu den Schließzellen eine bedeutende Rolle. Man hat den *Ranunculus*-Typ, den echten und falschen Rubiaceentyp, den echten und falschen Caryophyllaceentyp und den Cruciferentyp aufgestellt. Besonders in Solereders Handbuch der Systematischen Anatomie wurde dies mit größter Geduld in weitestem Umfange durchgeführt. Soweit wir die Mentalität Solereders kennen, war er sich wohl bewußt, daß er damit, wie Porsch (35) besonders betont, kein allgemein gültiges Einteilungsprinzip geschaffen hat. Die Stomata sind ein Einteilungsmittel von wechselndem taxonomischen Werte. Mit Porsch müssen wir betonen, daß die Einteilung nach der Oberflächenansicht recht grob ist, daß sie zum mindesten mit dem Querschnitte und auch der Micellierung ergänzt werden muß. Völlig verwerfen möchten wir das Mittel nicht; es hat, wie es ja oft in der Systematik so ist, in dem einen Falle einen solchen Wert, daß es ganze Familien umfaßt, das andere Mal aber nur Gattungen oder Unterfamilien, wobei es nichts ausmacht, daß in anderen Familien konvergent dasselbe entstehen kann. Auch der Gymnospermentyp und Gramineentyp von Porsch unterliegt, wie wir schon gesehen haben und noch weiter sehen werden, der Konvergenz und schon Kaufmann (68) hebt für die Verholzung ihre konvergente Entstehung hervor. Immerhin sind aber bestimmte Entwicklungslinien, wie die Coniferen, die Gramineen, die Cyperaceen, die Cycadeen usw. gut durch die Spaltöffnungen zu kennzeichnen. Wie so oft in der Systematik, ist es eine Endentwicklung, die sich auf den einen Typ legt; in anderen kann man das nicht feststellen. Gerade die undifferenzierten Familien zeichnen sich durch große Mannigfaltigkeit nicht nur im Stomatyp aus.

Als Beweis dafür können wir vielleicht die *Saxifragaceae* anführen. Wir finden auch im stomatären Apparate einen neuen Beweis für die Auffassung von Röder (81) als eines Schwarmes von Unterfamilien, die man schwer zu einer Familie zusammenfassen kann, die aber doch gewisse gemeinsame Züge besitzen. Ohne natürlich irgendwie erschöpfend diese Frage zu behandeln, seien nur einige Streiflichter wiedergegeben.

Ribes aureum z. B. hat eine wenig oder an manchen Blättern sogar kaum gewellte Epidermis. Die Nebenzellen sind gestaltlich auf den Flächenansichten kaum von den anderen Zellen zu unterscheiden; höchstens macht sich bei ihnen eine Minderung der Wellung geltend; der Antagonismus der bis 7 Nachbarzellen zum Schließzellenpaar war deutlich zu sehen; unten umwallen sie dieses.

Dagegen erweist sich die Epidermis von *Philadelphus coronarius* aus stark gewellten Zellen gebildet, in sie sind mit je 2—3 kaum oder nicht gewellten kleinen Nebenzellen auf den Seiten die Schließzellen so eingebettet, daß die Enden durch gewöhnliche Epidermiszellen begrenzt werden. Gelegentlich finden sich innerhalb der Nebenzellen blind endende Membranfortsätze. Wegen der nur schwachen Doppelbrechung ist der Antagonismus an den Seiten und den benachbarten Zellteilen der Nebenzellen der Enden schwer zu erkennen. Wie bei fast allen *Saxifragaceae* ist der Schließzellapparat unten umwallt.

Parnassia palustris (Taf. VII, Fig. 12, Bild 1) hat wie die bisher betrachteten Epidermen vereinzelt liegende Stomata; aber man findet hier den Spitzentyp. Die 3—5 Nebenzellen gleichen in der Flächenansicht den anderen Epidermiszellen und umwallen sie unten. Wenn nicht die Ausnahmezahl von 3 oder 5 Zellen die Schließzelle umfaßt, sondern 4 Stück, so befindet sich auf der Seite der Blasen keine Wand, sondern je zwei Wände gehen zunächst senkrecht ab.

Diese Verschiedenheit könnte man noch durch die verschiedenen Unterfamilien verstehen, aber wir finden die größten Unterschiede selbst unter den *Saxifragaceae*. Die Anordnung in Nestern mit bis 12 Apparaten treffen wir bei *Chrysosplenium alternifolium* an (80); es kommen immer je 3—6 kleinere Nebenzellen auf ein Stoma. Der Antagonismus ist gewahrt, wenn auch oft wegen der dünnen Wände schwierig zu sehen. So groß wie 3 Stomata mit 6 Nebenzellen ist etwa eine stark gewellte gewöhnliche Epidermiszelle. Diese Organisation erinnert an manche Sukkulenten, wobei aber gerade die Stomata oft nicht mehr schließen und sogar eine starke Guttation aus den Enden der Stränge des Blattes zu sehen ist.

Vielleicht noch mehr aus dem Rahmen fiel eine dickhäutige *Bergenia*. Deutlich erkannten wir in Oxaminfärbung, daß die Teile in der Nähe der gemeinsamen Wand der Schließzellen verdünnt sind und, wie bei den *Cyperaceae*, an die Spaltwände ansetzen; auch die Radiomicellierung entsprach dem Bilde jener von der Fläche; nur die Schließzellen selber waren breiter. Die antagonistischen Nebenzellen beginnen mit schmalen, ein Viertel so großen Nebenzellen, die von Stück zu Stück sich vergrößernd in spiraliger Anordnung in die gewöhnlichen Nebenzellen übergehen. Die vereinzelt gelagerten Spalt-

öffnungen werden unten oft so stark umwallt, daß fast wie durch Thyllen ein Zuriegeln der Atemöffnung eintritt.

Innerhalb der Gattung *Saxifraga* selber gibt es keine Einheitlichkeit. Bei *Saxifraga rotundifolia* sind, umgekehrt wie bei *Chrysosplenium*, Haare führende, spaltöffnungsfreie Nester eingestreut, die größere, aber sonst gleich gestaltete Zellen besitzen. Bis zu sechs stark gewellte Nebenzellen umgeben mit schmalen antagonistischen Enden angrenzend die Stomata und umwallen sie unten. Etwa 4 Nebenzellen umgeben in der Regel die Stomata von *S. aizoides*, sodaß je 2 Wände senkrecht auf den Flanken abgehen. Ein Unterschied der gewellten gleich großen Nebenzellen besteht sonst nicht gegen die andere Epidermis. Dagegen hat *S. aizoon* gerade Epidermiszellen und einen deutlichen Größenunterschied der Nebenzellen, die von $^1/_6$ bis fast zu normaler Größe wechseln. Meist 3—4, aber auch bis zu 8 Schließzellen sind mit den kleineren Nebenzellen zu Nestern vereinigt; der Antagonismus ist hier gut zu sehen. Diese Nester (80) sind oft etwas eingesenkt (84). Andere Angaben und Abbildungen (83) bestehen auch zu Recht. Die Epidermis ist hier nicht viel höher als die Schließzellen.

Damit kommen wir zu richtigen Sukkulenten mit dünneren Wänden und daher bestehen hier auch gewisse Aehnlichkeiten. Es wäre vielleicht einmal interessant, die Familie der *Crassulaceae* im einzelnen zu bearbeiten; aber das liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit, weshalb wir uns mit einigen Streiflichtern begnügen müssen.

e. Die Crassulaceen stellen den Typ der Succulenten mit dünnwandigen niedrigen Epidermen dar.

a) Crassulaceae.

Die Wasserspeicher dieser Blätter liegen nicht in der Epidermis, sondern im Inneren der Blätter. Wir untersuchten *Sedum maximum, Sempervivum giganteum, S. tectorum, S. arachnoidem, Bryophyllum crenatum, B. calycinum, Cotyledon, Echeveria.* Die Aehnlichkeit ist aber so groß, daß wir alle gemeinsam schildern wollen.

Über die Spaltöffnungen der *Crassulaceae* gibt es eine ziemlich große Literatur. Dieselben entstehen, wie Solereder (80, S. 362) sehr schön hervorhebt, nach dem Modus der Scheitelzellteilungen. „Die Urmutterzelle, welche oft so groß wie die anderen Epidermiszellen ist, wird durch sukzessive, nach 3 Richtungen in der Fläche gestellte Wände in einen meist mehrfachen Nebenzellengürtel und die umringte Schließzelle geteilt". Wie wir in den Bildern von *Bryophyllum* und *Sempervivum* (Taf. V, Fig. 13) zeigen, muß dieser Teilungsmodus eigentlich schon von Anfang an die Micellierung hervorbringen: erst die Bildung der Schließzellen selber bedingt durch das Aufgehen den Gegensatz zu der Micellierung der Nebenzellen

Da bei manchen *Sempervivum*-Arten (z. B. *S. giganteum*) nicht alle angelegten Stomata auch wirklich ausgebildet werden, kann man die Lagerung der Micellierung während der Entstehung gut an den stehengebliebenen Stücken studieren. Von einem gewissen Werte ist

uns die Arbeit von Wassermann (82), die die Lage der Wände und ihr Alter sehr nett auch die Abweichungen durch anomale Kultur wiedergibt. Auch Haberlandt (3) schildert die Entstehung eingehend.

Die Entwicklung ist von 2 sehr merkwürdigen Regeln beherrscht, die schön den Zusammenhang zwischen Micellierung und Wandbildung beleuchten. Erstens: die Querwand liegt immer in der Längs-Richtung der Micellierung. Nach ihrer Bildung wird die neue Wand in der Micellierung verdreht; dadurch muß eine andere Anordnung der neuen Wände entstehen. Da bekanntlich die Lage der mitotischen Figur bei der Zellteilung der maßgebende Faktor ist, so ist ohne Zweifel der Kern von Einfluß auf die Micellierung der Zellen und damit auch auf die neue Wandung. Man kann sehr wohl die Einzelstadien der Verkümmerung finden: erstens die, bei denen die innerste Zelle noch die ursprüngliche Micellierung vor Anlage der Querwand beibehalten hat, oder die, bei denen die Drehung erfolgt ist, bezw. die anders micellierten Wandlamellen angelegt sind. Diese Vorgänge sind über die Entstehungsgeschichte der Spaltöffnungen von Crassulaceen hinaus von einer sehr großen Bedeutung, weil sie uns einen Schritt weiter in die Vorgänge bei der Histogenie blicken lassen.

Wir möchten nur kurz aus unseren Untersuchungen vorwegnehmend andeuten, daß bei den eigentlichen Scheitelzellen ganz ähnliche Erscheinungen feststellbar sind; auch in den verkümmerten Stomata wiederholt sich derselbe Vorgang. Zunächst sind die Micellierungen der dünnen Wände der Längsstellung parallel. Dann erfolgt langsam in der Mitte die Bildung der Radiomicellierung; die Folge bei der Vergrößerung ist das Aufgehen der Zellen. Zum Teil sind die Bilder so schön, daß man das als ein Präparat für das Praktikum geben kann.

Wie schon Metzeler (83) in seiner sehr fleißigen Arbeit hervorhebt, sind die Epidermen der meisten *Crassulaceae* kleinzellig und nur mit einer dünnen Kutikula versehen. Das verwundert uns eigentlich, weil wir sonst gerade bei Xerophyten die Verdickung der Kutikula gewohnt sind. Wir haben weder starre Wände in der Epidermis noch in den Wassergeweben der Crassulaceen. Es zeichnen sich die Sukkulenten, nach Huber (85) durch geringen osmotischen Druck oder, sagen wir besser, durch restlose Absättigungsmöglichkeit der Saugkraft infolge der dünnen Wände aus. Diese Art von Wassergeweben geben keine starke Gewebespannung beim Eintrocknen. Es werden zwar auch etwas Runzeln und Falten gebildet, aber da kein Einschrumpfen in bestimmter Richtung erfolgt, so ist keine einseitige Beanspruchung der Epidermis vorhanden. Der Spaltöffnungsapparat ist durch die Nebenzellen mit ihrer ausgesprochen antagonistischen Micellierung, die ein Schrumpfen in unserem Falle in symmetrischer Art und Weise bedingt, vor Spannungen geschützt. Wir bitten hierüber Benecke (25) und Haberlandt (3) zu vergleichen. Die Epidermis der meisten Crassulaceen, besonders aber der untersuchten Arten, ist kein Wasserspeicher und daher besteht auch kaum ein Höhenunterschied zwischen den sonstigen Epidermiszellen und dem Spaltöffnungsapparat, wie wir das z. B. bei *Tradescantia* so schön kennen. Die Verwachsung und große Ausbildung der Außenhörner der Schließzellen wird bei der

Benetzung sicherlich eine Rolle spielen. Das Vorhandensein von Wasserspalten bei einer Reihe von Arten (80) bedeutet einen nur scheinbaren Widerspruch zum zeitweise trockenen Standorte, der sich durch das periodische Vernässen auch dieser Standorte verstehen läßt.

Vom sonstigen Bau sei nur das äußere Gelenk und das Umfassen der Stomata von unten noch erwähnt. Die Wandungen sind asymmetrisch verdickt.

Am meisten Aehnlichkeit mit den *Crassulaceae* hat von unseren untersuchten Objekten

b. Portulaca grandiflora,

das wir von sehr heißen Stellen der Insel Reichenau (im Untersee) sammelten. Es handelt sich, wie bei den meisten Vertretern der Familie, um eine einjährige Sukkulente. Die Pflanze besitzt an den fleischigen weichen Blättern eine niedrige Epidermis (Metzeler, 83). Die Epidermiszellen sind etwas gewellt und schließen den Spaltöffnungs-Apparat mit seinen drei Nebenzellen ein, die im Kreise zweischneidig angeordnet, an Größe abnehmen. Die Aehnlichkeit mit den Crassulaceen ist groß. Es findet sich zwar bei Solereder (80) die Angabe, daß die Mehrzahl der *Portulacaceae* nur zwei Nebenzellen, je eine rechts und links vom Spalte besäßen, aber gerade die Abbildung daselbst bezeugt die gleichen Verhältnisse wie bei der von uns untersuchten Art; der Antagonismus ist richtig gewahrt.

Bei der hinsichtlich des Standorts anormalen *Montia* haben wir keine ausgesprochenen Nebenzellen; der Antagonismus läßt sich aber, wenn auch nicht ganz leicht, feststellen.

Von den *Aizoaceae* stand uns nur eine strauchige Form zur Verfügung. Die Epidermiszellen sind wie bei den meisten normalen Arten klein und niedrig und von nur einer verhältnismäßig dünnen Kutikula bedeckt. Anders ist das bei den Arten, die sogenannte Blasenzellen als Wasserspeicher in der Epidermis tragen; rechts und links von den Schließzellen stehen die beiden deutlich antagonistischen Nebenzellen, die den Apparat fast oder auch ganz umschließen, wie die Zeichnung wiedergibt. Außer diesen kleinen Nebenzellen Solereders (80) sind auch noch die Epidermiszellen an den Enden mehr oder minder deutlich zu erkennen und antagonistisch, so daß der Apparat eine gewisse Aehnlichkeit mit dem vom *Dianthus* (Taf. VII, Bild 8, Fig. 12) bekommt. Die Spalten stehen auf der Epidermis quer zur Längsrichtung des Blattes; wir konnten ein schwaches Ausbilden des Hantellumens erkennen.

Als Vertreter des anderen Typus der Blattsukkulenten mit weichen Blättern untersuchten wir einige

c. Begoniaceae.

Die Blattquerschnitte haben, wie wir das von *Tradescantia* her kennen, mächtige Wasserspeicherepidermen auf beiden Seiten (Taf. IX, Fig. 14). Die Zellen sind sehr groß und umfangreich; dabei sind sie quermicellat, was eine Kontraktion beim Schrumpfen gegen die Micellierung bedingt, eine auch sonst auffindbare Erscheinung (18c u. 20).

Es müssen sich daher in der Richtung senkrecht zur Micellierung Zugkräfte auswirken. Die oft kollenchymatöse Beschaffenheit der Vertikalwände wird wohl auch einen Widerstand bedingen. Die Spaltöffnungsapparate sind immer in eine besondere, oft um ein vielfaches kürzere Epidermis eingebettet, welche die Atemhöhlen bedeckt. Sei es, daß diese Teile nur eine einzige Spaltöffnung führen, oder sei es, daß sie, wie abgebildet, in Gruppen von 3—6 zusammenlagern, immer sind die dünneren Epidermen irgendwie umfangreicher als sie im vollgesogenen Zustande sein müßten. Das schon muß, wie Benecke (25) betont, einen gewissen Schutz gegen Spannungen ergeben. Einerseits sind sie schon durch die mangelnde Anheftung an das Mesophyll aus den Spannungen durch die Kontraktion vertikal zur Blattfläche herausgelöst; andererseits wirkt diese zu große Flächenausdehnung (Tab. IX, Fig. 14, Bild 1 u. 3) schützend gegen die Flächenkontraktion. Die Spaltöffnungen sind von Nebenzellen umgeben, die ausgesprochen antagonistisch micellat sind. Das gibt eine zusätzliche Dehnbarkeit der Nachbarschaft der Spaltöffnungsapparate in der Fläche und schützt wiederum die Stomata.

Noch in anderer Hinsicht sind die Spaltöffnungsapparate mit ihren Nebenzellen merkwürdig. Wie Strasburger (76) zeigte, ist die Entwicklungsgeschichte die gleiche wie die der *Crassulaceae* und führt zum Umgebensein der Schließzellen mit ein bis zwei Kreisen von Nebenzellen. Das ist eine sehr schöne Konvergenz zu den verwandschaftlich einem ganz anderen Kreise angehörigen *Crassulaceae.* Wir bitten über Einzelheiten besonders die Arbeit von Fellerer (86) zu vergleichen.

Es ist in diesem Zusammenhange angebracht, etwas über die Entstehung des Antagonismus der Stomata auch anderer Arten zu sagen. Nach den Angaben von Prantl (siehe Solereder, Ergänzungsband, S. 321, 80) entstehen die Nebenzellen des echten Rubiaceentypes, des Caryophyllaceentypes und des Cruciferentypes, wie oben geschildert, durch Teilungen einer Urzelle, die damit allmählich die Schließzellen formt. Es erfolgt die Entstehung nach der Regel, daß die neue Wand nach der Richtung der Micellierung der Mutterzelle streicht; anders geartet ist die Entstehung der Schließzellen beim falschen Rubiaceentyp, bei vielen Monokotyledonen, bestimmten *Portulacaceae* und *Proteaceae.* Da werden die nicht aus gleicher Urzelle entstehenden Nachbarzellen zur Teilung angeregt, strecken sich senkrecht zur tangentialen Oberfläche der Stomata und setzen die Wand dann sekundär ein. Da das Strecken und die Wandbildung eine tangentiale Micellierung zur benachbarten Nebenzelle voraussetzt, ist wieder die Regel, wenn auch auf anderem Wege, gegeben. Die vielen Nebenzellen *Coniferae, Cycadaceae* und *Monokotyledoneae* entstehen übrigens, gleich wie die der obigen Typen, mit nur zwei Nebenzellen; dagegen ist das bei dem Ranunculaceentyp nicht der Fall; dort nehmen die Zellen von selber die andere Micellierung an. Wir fanden bei einem Teile von ihnen *(Ranunculus lanuginosus)* keinen guten Antagonismus der Zellen an den Enden. Es wäre möglich, daß ein Zusammenhang zwischen der Micellierung und Entstehung insofern bestände, als die Einwirkung auf die Nebenzellen von der Schließzelle aus geringer wäre. Bei manchen

Orchidaceen fehlt bekanntlich auch der Antagonismus der Nachbarzellen an den Enden; auch das könnte nach obigem vielleicht verständlich werden, die Seiten haben ihn immer; dagegen haben wir bei einer ganzen Reihe von anderen Ranunculaceen einen glänzenden Antagonismus beobachtet, wenn auch, wie im abgebildeten Falle, die Anheftung der Nebenzellen wechselte. Es muß also von der sich teilenden Urschließzelle ein gewisser Einfluß auf die Nachbarzellen sich geltend machen, der zu ihrer antagonistischen Micellierung führt. Schon nicht mehr ganz in diese Abteilung der sukkulenten Blätter gehören die lederigen Blätter von *Viscum album* Die Zellen haben außen auf der Epidermis einen mächtigen Kork- und Kutinpanzer. Wie das von Solereder (80) für die Familie als kennzeichnend hingestellt wird, steht rechts und links vom Spalte je eine kleinere Nebenzelle. Die Rückwand der Schließzellen gegen diese ist deutlich dünn, ja die Nebenzelle kann mit einer dünnen Wand gegen die Nachbarzelle seitlich angrenzen; dagegen ist die Wand gegen die Enden der Schließzellen und an deren Verlängerungswand der Nebenzellen deutlich verdickt. Der Antagonismus ist deutlich zu erkennen.

Auf dem Schnitte fällt sofort die starke Verdickung der Mitte der Spaltöffnungszellen auf, während die Enden dünn sind. Wir haben einen deutlichen Cyperaceen-Typ im hantelförmigen Lumen. Es stimmt nur nicht die eiförmige Gestalt der Schließzellen.

Mit der Mistel haben wir die weichblätterigen Formen verlassen und wenden uns den dicken, aber lederigen starren Blättern zu; sie haben eine starre, harte Epidermis. Wir beginnen unsere Betrachtungen mit den einfacheren Typen. Ihre Zahl könnte ins ungemessene vermehrt werden, wenn uns nicht der Rahmen unserer Arbeit zur Beschränkung zwänge.

d. **Hartlaubblätter.** Häufige Verdickung der Mittelteile.

a) Allgemeine Typen.

Die Behandlung der Blätter dieser Gruppe ist bekanntlich beinahe ein Studium für sich, so groß ist die Mannigfaltigkeit, die uns hier entgegentritt. Wir können und wollen daher nur einen Ausschnitt aus weiter ausgedehnteren Studien wiedergeben, zumal da sie über die Bedeutung der Spaltöffnungen hinausgreifen müßten.

Mit den meisten Nadelhölzern haben die Hartlaubgewächse die starke Ausbildung der Epidermis und oft auch der Hypodermis gemeinsam. Mächtige starre, verholzte und kutinisierte Schichten legen die Bewegungsfähigkeit der Hautgewebe fest. Im Inneren können die weicheren Mesophyllgewebe zum Eintrocknen gekommen sein, während der starre Außenpanzer seine Gestalt beibehält. Es wäre ein Irrtum zu glauben, daß dabei nicht große Gewebespannungen wirksam wären; sie werden nur durch den Außenpanzer abgeglichen. Zerteilt man solche Blätter, so kann man allerhand Trockenbewegungen und Gewebespannungen feststellen. Es ist daher verständlich, daß die Spaltöffnungen gegen die im Bau der Blätter liegenden Trockenbewegungen geschützt sein müssen. Die Wege hierzu sind mannigfaltig.

So kann die ganze Spaltöffnung innerhalb des Blattes in besonderen Gruben eingeschlossen werden, wofür *Nerium oleander* ein bekanntes Beispiel ist. Während hier förmlich eine Unterseite nesterartig auf das ganze Blatt verteilt ist, kann in anderen Fällen nur ein einzelner Apparat mit seinen Nebenzellen allein eingesenkt erscheinen (*Hakea suaveolens*). Nicht so extrem sind die Apparate von *Olea oleaster*, bei denen die Nebenzellen hornartig den Apparat umfassen.

Griff diese Bauart verhältnismäßig wenig in die Gestalt des Apparates ein, weil die Abgleichung der mechanischen Einflüsse durch die Umgebung gewährleistet ist, die besondere Verdickungen zeigt und förmlich den Apparat aus dem Getriebe der Haut herausnimmt, so ist eine große Aenderung bei solchen Gestaltungen zu verzeichnen, wo die Kutikularschichten der Epidermis sehr stark sind und die Außenhörner der Stomata mit den dicken Außenschichten verschmelzen. Bei *Eucalyptus globulus* und *Ilex aquifolium* können wir das feststellen. Während zum Beispiel bei *Oleaster* (Taf. VIII, Fig. 15, Bild 7—11) ein einfaches Außengelenk, eine Verjüngung der Nebenzellen, genügt, um eine Beweglichkeit zu ermöglichen, kann das bei diesen Typen so nicht gehen. Es wird auf die Verdickung der dem Spalte zu gelegenen Außenwände der Schließzellen Verzicht geleistet und diese sehr klein und dünn gemacht (*Ilex aquifolium*, Taf. VIII, Fig. 15, Bild 1 u. 2; *Eucalyptus*). Die Hauptbewegung erfolgt dagegen im Inneren: hier sind die Nebenzellwände dünnwandig. Wir haben also folglich zweifelsohne eine starke Bewegung in der Vertikalen durch Abrundung der Zellen. Diese vertikale Bewegung hat ein Zurückweichen in der Horizontalen zur Folge. Die Rückwände und Bauchwände sind dünn gebaut, aber auch die Radiomicellierung der nach dem Vorhofe gewandten Teile hat Bedeutung für das Oeffnen des Spaltes. Damit aber die Bewegung gut von statten geht, sind zwei Dinge nötig: erstens eine gewisse Starrheit der Mittelteile der Innenwände, zweitens eine dünne Wand vor der Stelle des Zusammenstoßens der beiden Schließzellen. Diese Enden sind nicht eng begrenzt, sondern auf einer weiteren Strecke dünnwandig.

Wir haben zwar gewisse Anklänge an die Coniferen, aber doch eine andere Konstruktion. Die Nebenzellen sind antagonistisch micelliert und in beiden Fällen in großer Zahl vorhanden. Da die Kutinwände von oben gesehen sehr wenig doppelbrechen, so ist das Studium der Micellierung der darunter gelegenen Wände sehr erleichtert.

Die Verdickung der Mittelteile der Schließzellen konnten wir mehr oder minder ausgeprägt bei allen feststellen, was sich besonders auf den Längsschnitten als hantelförmiges Lumen und an den dünnen Wandungen der apikalen Querschnitte kundgibt.

Wir untersuchten *Mahonia aquifolium, Helleborus foetidus, Laurus nobilis, Eucalyptus globulus, Buxus sempervirens, Ilex aquifolium, Polygala chamaebuxus, Andromeda polifolia, Arctostphylos uva ursi, Rhododendron ponticum, Pirola rotundifolia, Hedera Helix, Quercus ilex, Olea europaea oleaster, Nerium oleander, Vinca minor.*

Die Verjüngung der Außenwände setzte bei einer Reihe von Arten plötzlich ab, so daß schon in der Aufsicht deutlich die Gestalt des

Gramineentypes im weiten Sinne herauskam *Rhododendron, Andromeda, Arctostaphylos, Pirola, Eucalyptus, Buxus, Vinca, Nerium, Quercus ilex, Polygala, Helleborus, Oleaster, Laurus)*.

Die dünnen Gelenke vor der Vereinigung der Wandungen zur gemeinsamen Wand an den Endblasen konnten wir immer finden, so daß eine Bewegung in der Horizontalen nach Art der Gramineen durchaus gewährleistet ist. Copeland hat diese Dinge übrigens besonders bei *Ericaceae* (46) schon erwähnt. In manchen Fällen ist die dünne, unmittelbar neben der gemeinsamen Wand gelegene Stelle außerordentlich schmal *(Laurus,* Taf. IX, Fig. 16, *Oleaster)*, so daß man eher an eine Gelenkstelle zwischen der verdickten gemeinsamen Wand und den Mittelleisten denken muß. Wie bei den Coniferen und Gräsern ist die Verdickung dieser gemeinsamen Wand sehr häufig. Sie führt meistens ein T-förmiges Stück (Taf. IX, Fig. 16, Bild 1—3), da sie nach rechts und links übergreift. Wir bekamen das bei *Helleborus* (Taf. X, Fig. 16a, Bild 5), *Mahonia* (Bild 1, Fig. 16a), *Laurus, Quercus ilex* (Bild 6, Fig. 16), *Buxus*, den *Ericaceae, Polygala, Oleaster* (Taf. VIII, Bild 7, Fig. 15), *Oleander, Vinca* sehr gut zu sehen.

Hinsichtlich der Micellierung haben wir einerseits in der Hauptmasse der Fälle auch in der verdickten Mittelleiste die Radiomicellierung. Zwei Fälle wurden aber von uns aufgefunden, bei denen unzweifelhaft die Längsmicellierung nach Art der Gramineen und Coniferen festzustellen war: *Laurus nobilis* und *Quercus ilex*. Wir sehen, daß man darauf keinerlei phylogenetische Muß-Verbindungen konstruieren kann. Es kann eben ein solches Merkmal auch konvergent auftreten. Die Verbindung von *Laurus nobilis* mit *Quercus ilex* wird wohl niemand allen Ernstes direkt versucht haben, und wer den Bau der Stomata der anderen *Quercus*-Arten und den speziellen Bau von *Quercus ilex* ansieht, wird auch nicht eine Aehnlichkeit mit Coniferen konstruieren wollen. Wir heben das im Hinblick auf *Casuarina* besonders hervor. Von oben gesehen hat der Apparat von *Quercus ilex* infolge der Tangentomicellierung der Rückseite und Radiomicellierung der Bauchseite eine gewisse Aehnlichkeit mit denen der Coniferen. Wir halten das aber durch die Gleichheit der mechanischen Beanspruchung bedingt. (Taf. IX, Fig. 16, *Laurus* und *Quercus*).

Dasselbe kann man wohl fraglos mit Kaufmann (68) von der Verholzung der Schließzellen aussagen, die bei *Laurus* und *Quercus ilex* von Guttenberg (8 u. 88), für *Camellia* von Heilbronn (89), für *Hedera helix* und *Mahonia* von Kaufmann (68) angegeben wird; die Rücken- und Bauchwand sind aber von diesem Vorgange ausgenommen. Während man nach der Verholzung im Alter bei *Camellia* (68) keine Bewegung und Infiltration mehr feststellen konnte, gelang es in der Jugend bei den unverholzten Stomata leidlich. Dagegen sind bei *Mahonia* und *Hedera* (Taf. X, Bild 4, Fig. 16a) sehr wohl die Schließzellen auch im verholzten Zustande (68) beweglich, wenn auch etwas träge. Die Verholzung legt die Mittelstücke fester, sodaß zur Bewegung Gelenke und Endblasen notwendig werden.

Guttenberg (8 u. 88) deutet mit Recht die Verholzung der Mittelleisten von *Quercus ilex* und natürlich auch der Coniferen usw. als einen festen Verband der Mittelstücke mit den beweglicheren Polen.

Es handelt sich dabei aber weniger um die xerophilen Pflanzen als um solche mit harten Epidermen. Wir möchten an dieser Stelle übrigens hervorheben, daß die Verholzung der Mittelleisten auch bei den *Gramineae* und *Cyperaceae* beobachtet, ja sogar oft regelmäßig vorhanden ist. Die erste Beobachtung stammt von Helming (87). Sehr häufig allerdings ist die Phloroglucinreaktion nicht vorhanden, dagegen die schon etwas häufigere Mäulesche Reaktion und gar die Plautsche konnte Kaufmann oft nachweisen. Inwieweit die Plautsche Reaktion mehr einem physikalischen Zustand als einen chemischen andeutet, das möchten wir als Frage aufwerfen. Die Plautsche Reaktion versagte nach Kaufmann (68) bei *Poa annua, Glyceria fluitans, Milium effusum, Carex pallescens, C. remota, C. Oederi*. Eigentümlicherweise tritt die Phloroglucinreaktion *(Miscanthus)* nach dieser Autorin in der Jugend auf und versagt im Alter.

Wir wollen den dort geäußerten Ausspruch betonen: „Nach der Anatomie und der Bewegungsmechanik des Spaltöffnungsapparates zu urteilen, werden an die Mittelstücke der Schließzellen besondere Ansprüche gestellt in Bezug auf Druck- und Biegungsfestigkeit der Wände, da die Parallelverschiebung der Schließzellmittelstücke beim Oeffnen und Schließen eine gewisse Festigkeit und Starrheit der betreffenden Zellpartien voraussetzt". Die Nebenzellen bleiben, wenn Bewegung stattfindet, unverholzt wegen der größeren Beweglichkeit und Elastizität der unverholzten Zellulose. In sehr vielen Fällen sind die Apparate unten besonders an den Seiten umwallt, wie bei *Mahonia* (Tab. X, Fig. 16a, Bild 1—4), *Quercus ilex*, *Ilex aquifolium* (Tab. IX, Fig. 16, Bild 4 u. 5), *Oleander, Eucalyptus, Buxus, Helleborus*, (Tab. X, Fig. 16a, Bild 5 u. 6), *Hedera helix*, *Rhododendron*, *Pirola*. Am eigenartigsten ist das bei *Buxus* der Fall, wo Zipfel weit in die Atemöffnung hineinragen (Tab. VIII, Fig. 15, Bild 6).

Was die Einzelheiten des Baues sonst anlangt, so herrscht, wie man das ja bei einer nur nach physiologischen Gesichtspunkten zusammengestellten Gruppe erwarten muß, eine große Mannigfaltigkeit; denn jede Pflanze trägt ihre phylogenetische Geschichte in sich. *Drimys, Mahonia* und *Helleborus* sind auf dem Querschnitte als *Helleborus*-Typen zu bezeichnen. Die Verdickung unten ist völlig gleichmäßig, oben dagegen asymmetrisch. Unten ist die Spaltöffnung verschmälert, sodaß ein inneres Gelenk innerhalb des Querschnittsbildes entsteht. Die Nebenzellen haben oben ein Gelenk gegen das Stoma, unten ist die gesamte Wand der Nebenzelle dünn. Beim Oeffnen tritt ein Herausheben ein.

Die *Ericaceae* haben oft an sich etwas emporgehobene Stomata wie *Rhododendron*. Die Verknüpfung mit den Nebenzellen ist schmal; die Enden der Stomata sind oben ziemlich frei, sodaß eine Bewegung leicht von statten geht. Wachsbeläge *(Andromeda)* oder Haare sorgen für eine schlechte Benetzung. Es handelt sich eigentlich weniger um richtige Xerophyten als um Pflanzen, die an Standorten wachsen und transpirieren, die mindestens zeitweise kalte Böden haben und deren Wurzeln gerade in dieser Zeit verschlossen sind und wenig Wasser aufnehmen können. Auch eine schwer benetzbare Behaarung der eingerollten Blätter ist häufig *(Ledum)*.

Besonders möchten wir das Herausstehen der Stomata aus der Epidermis bei Pflanzen betonen, die ihre Stomata in Gruben *(Nerium)* versenkt oder innerhalb eines Haarbelages stehen haben.

Eine besondere Eigenheit stellt fraglos der merkwürdige Besatz der Außenöffnung mit Kutikularzäpfchen dar, der sich besonders schön bei *Quercus Ilex* (Tab. IX, Fig. 16, Bild 4 u. 5), aber auch bei anderen mediterranen Macchienpflanzen sich vorfindet, so bei *Ruscus aculeatus* (siehe Guttenberg (8 u. 88). Sie werden zumeist (so auch von Haberlandt [3]) als eine Erschwerung des Austrittes der Luft aus den Stomata gedeutet; man könnte aber eher an eine Verhinderung der Benetzung denken. Wer die Hauptvegetationszeit der Macchien im Spätherbst bis Frühjahr gesehen hat, der weiß, daß zu dieser Zeit doch ein nicht unbeträchtlicher Regen und Tau fällt.

b. *Hakea.*

Ein ganz eigenartiger Typus von Spaltöffnungen findet man bei *Hakea*-Arten (Tab. IX, Fig. 17). Die Blätter sind eigentlich in dornige, rutenartige „Zweige" umgewandelt, wenn wir ohne Rücksicht auf die morphologische Dignität uns ausdrücken wollen; daneben wachsen die Pflanzen an sehr trockenen Standorten. Aus der Arbeit von Renner (90) entnehmen wir eine Zusammenstellung der Herabsetzung der Transpiration durch solche Versenkung: *Agave americana* 31%, *Hakea suaveolen* 37%, *H. leucoptera* 46%, *Dasylirion atrichum* 42%, *Nerium oleander* 77%, *Elegia* 53%. Dies sind die Extreme der Senkung der Transpiration durch Versenkung, die sonst etwa 30% beträgt. Aber neben dieser Verhinderung der Transpiration dürfen wir nicht die Gewebespannung vergessen, die bei einem solchen stielrunden Rutenblatte eintritt, wenn das Wasser im Inneren des unnachgiebigen Körpers verschwindet. Es ist daher gar kein Wunder, wenn diese Rutenblätter völlig im Bau manchen Rutenzweigen gleichen. Das Wassergewebe im Inneren der unifacialen Blätter ist mit Gefäßbündeln versehen, die lange Sclerenchymfasern als Beläge führen. Auf dem Querschnitte glaubt man durchaus einen Stammteil vor sich zu haben. Eine besondere Richtung der Micellierung ist nicht scharf festzustellen. Manchesmal könnte man versucht sein, eine radiale Richtung anzunehmen. Dagegen gibt der Längsschnitt völlig klare Bilder; wir haben eine ausgesprochene Quermicellierung aller parenchymatischen, derbwandigen Elemente. Das muß mehr oder minder bei Wasserverlust zu einer Verkürzung der Länge führen, soweit dazu die derbwandigen Zellen gebracht werden; aber die Fasern leisten da schon Widerstand. An dieses zentrale Wassergewebe grenzen die radial angeordneten Strebezellen (80) an. Diese sind oft völlig säulenförmig mit verbreitertem Fuße und Enden und sehr derbwandig. Die Micellierung ist radiomicellat hinsichtlich des Querschnittes und längsmicellat hinsichtlich der Längsausdehnung der Zelle. Zwischen den Strebezellen ist das dünnwandige Palissadengewebe eingereiht, das damit völlig aus den Trockenspannungen herauskommt. An der Grenze der Epidermis findet man längsgestreckte und längsmicellierte Fasern. Die Epidermis selber hat hohe Zellen, die zwar wenig doppelbrechen, aber auf dem Querschnitte radio-, auf dem Längsschnitte quermicellat erscheinen.

Durch die Strebezellen scheint die Epidermis abgestützt zu sein. Immerhin werden aber in ihr selber Trockenspannungen auftreten. Die Gruben der Stomata sind oben durch sehr dickwandige Hörner abgesteift und unten grenzen die Spaltöffnungsapparate nochmals, wie der Querschnitt nach Porsch und noch besser der tangentiale Flächenschnitt (Taf. IX, Fig. 17, Bild 2) zeigt, an einen dicken Membranring. Diese Gruben sind in unserem Falle radial, aber in anderen auch noch schief verschoben. Die Apparate selber sind auf beiden Seiten von Nebenzellen mit dünneren Wandungen besonders unten umgeben, die, wie die Querschnitte zeigen, nach unten weit vorgewölbte Gelenkwände bilden, wie wir sie ja auch bei Grasartigen oft antreffen.

Die Seitenwände der Schließzellen geben reine Zellulosereaktion. Die zwei Nebenzellen werden nach Strasburger (76) sekundär durch Aufteilung der benachbarten Zellen erzeugt; sie sind deutlich antagonistisch längsmicellat. Es kommt dann nach außen zu eine besonders oben dickwandige Zelle, die ebenfalls in der Grube liegt. In sehr starkem Maße ist der Spaltöffnungsapparat nochmals in die Nebenzellen versenkt. Er hat auf dem Querschnitte deutliche Außenhörner; die Innenhörner fehlen fast. Die Verdickung der Außen- und Innenwände ist ganz nach Grasart symmetrisch. Der apikale Querschnitt zeigt jedoch, daß die großen Endblasen dünnwandig sind (Bild 4). Der Längsschnitt (Bild 5) ergibt ein sehr deutliches Hantellumen. Von der Fläche betrachtet fällt die schlanke Form der Spaltöffnungen sofort auf, die sich nur sehr wenig von der vieler *Carices* unterscheidet. Der Spalt selber ist nur gewöhnlich kürzer und die Endblasen etwas größer als dort. Die Verdickung hat ausgesprochene Radiomicellierung (Bild 1).

Die Betrachtung des Apparates in Anwendung des biogenetischen Lehrsatzes ist von Porsch (35) so gründlich vorgenommen, daß wir nur auf diese Arbeit verweisen können. Auf den Keimblättern (Bild 6) ist der Apparat unversenkt. An den noch flächigen Primärblättern sieht man schon die Versenkung in die Nebenzellen und das Größerwerden der anderen Epidermiszellen, die nicht versenkt sind. Die Stärke der Versenkung in die Nebenzellen und das Zusammenwölben der anderen Epidermiszellen, wodurch die Grube nochmals oben verengt ist, ist an den Rutenblättern deutlich sichtbar. Wir zitieren hier Porsch wörtlich: „So zeigt uns die zylindrische, radiär gebaute Fieder des späteren Blattes einen Spaltöffnungsapparat, der in allen Einzelheiten seines Baues die Vollendung dessen darstellt, was der Apparat des Jugendblattes auf einer viel tieferen Stufe zeigt, obgleich das letztere in seiner flächigen Blattspreite eine ungleich bedeutendere Transpirationsgröße besitzt, und dies bloß deshalb, weil es als atavistisches Organ einer früheren Anpassungsepoche über seinen ursprünglichen Zustand nicht hinaus kann".

Beim Übergehen auf trockenere Standorte können Formenkreise mit schon durch Anpassung an feuchte Stellen zu sehr festgelegter Blattgestalt die Blätter rückbilden. Einen Weg hierhin stellt die Bildung der

g. Phyllodien

dar. Die Phyllodien bestimmter Akazien sind ein so bekanntes Beispiel für die Wiederholung der ancestralen Gestalt durch die Keimlinge, daß

darüber kaum mehr etwas gesagt zu werden braucht. Auch hinsichtlich der Stomata wiederholt sich dasselbe Spiel. Wir wollen an den Beginn unserer Untersuchungen den Satz von Porsch (35) setzen: „Im Spaltöffnungsapparat des Blattstieles, der also kaum nach einer bestimmten Richtung hin stark zugespitzte und historisch gefestigte Entwicklungstendenz hatte, mußte die Anpassungsnotwendigkeit einen viel günstigeren Ausgangspunkt für eine Neubildung finden als in jenem der Blattspreite". In den Keimblättern und den ersten Primärblättern wiederholt sich nach dem biogenetischem Lehrsatze die ancestrale Gestaltung nicht nur der Form sondern auch des anatomischen Baues. Ja bei manchen Stücken von *Acacia heterophylla* werden an jeder Knospe die ersten Blätter noch angelegt und allmählich die Gestaltung der Phyllodien erreicht. An den Keimblättern findet man schwach eingesenkte Spaltöffnungen, wie sie Porsch beschreibt. Die fast normalen Schließzellen tragen stark abgeschrägte Verdickungen der Außen- und Innenwand, während die Bauch- und Rückenwand recht dünn ist. Die zwei schmalen Nebenzellen sind deutlich, wie das nach Solereder (80) typisch für die *Mimoseae* ist, und dazu dem Spalte parallel. An den Fiederblättern (Taf. XI, Fig. 18, Bild 11) sind die Stomata noch mehr eingesenkt; wir möchten das aber weniger als Trockenheitsanpassung, denn als Benetzungsschutz, wie bei vielen Hygrophyten, deuten. Es soll sich das bei den meisten Pflanzen mit beweglichen nyktonastischen Fiedern vorfinden. Es erscheinen neben breiten und niedrigeren, normalen Stomata schon gelegentlich etwas höhere. Die Stomata auf dem Stiele dieser Fiedern sind etwa gleichgestaltet.

Ein ganz anderer Typ von Spaltöffnungen findet sich bei den Phyllodien (Taf. XI, Fig. 18, Bild 7—10). Sie sind schmal und kurz, dafür aber sehr in die Höhe gezogen, was nach Porsch dem Querschnittsbilde eine ganz eigenartige Gestalt gibt. Die Kutinisierung setzt von der Kutikula deutlich ab und ist sehr stark, ergreift vor allem auch Anteile der Stomata, die anderswo, wie manche Anteile der Rückenwand, davon frei bleiben. Die Hörner sind nach oben stark vorgezogen und das Stoma liegt ganz oder fast ganz in der Ebene der Kutikula (Bild 8—10). Schon Haberlandt (3) weist in seiner Physiologischen Anatomie auf die fast symmetrische Verdickung der Außen- und Innenwände von *Acacia*, *Hakea* und *Melaleuca* hin. Guttenberg (8) betont das Vorkommen des Gramineentyps und Solereder die Parallelstellung zur Längsachse des Phyllodiums. Dabei kann gelegentlich eine Nebenzelle nochmals geteilt werden.

Betrachten wir die Spaltöffnungsapparate von der Fläche, so können wir eine derbe Bauchwand der Enden der Schließzellen gegen die Nebenzellen beobachten, nicht dagegen auf der Rückseite, auch die seitlichen Nebenzellen haben vielfach noch gegen die Nachbarin dünne Wände; ihre Micellierung ist deutlich antagonistisch (Bild 7). Die Schließzellen selber haben deutliche Blasen an den Enden, die in der Mitte an starke Wandverdickungen nach Art der *Cyperaceae* (also mit Radiomicellierung) grenzen. Die Endblasen sind ziemlich umfangreich, dagegen der Spalt selber nur kurz. Die apikalen Querschnitte und die Längsschnitte zeigen die Endblasen und die starke Verdickung der

Mittelschicht, die oft fast ganz symmetrisch ist. Der Mechanismus ist offenbar ganz der der Gräser. Die Gelenke der Nebenzellen sind sehr deutlich. Die apikalen Querschnitte (Bild 9) erinnern stark an viele Coniferen.

Wir betonen das im Hinblick auf die phylogenetischen Gedankengänge. Es bezeugt das alles wieder, daß solche Dinge nicht unbedingt eine Verwandschaft anzeigen müssen, sondern eben nur können.

Vergleichende Untersuchungen anderer Phyllodien von *Acaciae* und der Phyllocladien von der Papilionacee *Carmichaelia australis* ergaben ähnliche oder gleiche Bilder.

Wenn wir auch gewisse Kreise durch die Phyllodien und durch ihre Stomata zusammenbringen können, so bezeugt wieder das Vorkommen von Phyllodien bei *Oxalis*-Arten (Taf. XI, Fig. 18, Bild 1—5), daß auch diese Gestaltung sehr der Konvergenz unterworfen ist. Ob auch hier die Beweglichkeit der Blätter und deren allzugroße Spezialisation der zwingende Grund zu dieser Neubildung aus dem noch unspezialisierten Blattstiele war, könnte man mit Recht fragen. Porsch (35) hat wieder auf diesen Umstand aufmerksam gemacht und die Querschnitte der Phyllodien und Blätter eingehend studiert. Hierbei möchten wir nicht verabsäumen, die Unterstützung mit Material durch Herrn Prof. Dr. v. Faber zu erwähnen.

Schon Solereder (80) hebt das Fehlen ausgesprochener Nebenzellen bei den *Geraniaceae* hervor, die er noch nach Hooker mit den *Oxalidaceae* vereinigt. Sowohl an den oft auf den Phyllodien erscheinenden Laubblättern, wie auch an den Phyllodien selbst konnten wir je eine kleine Nebenzelle an jedem Apparate beobachten (Taf. XI, Fig. 18, Bild 1 u. 5), diese ist sicher die zweite daneben gelegene Zelle wahrscheinlich eine Nebenzelle. Die Micellierung beider ist ausgesprochen antagonistisch, wenn auch nicht ganz leicht festzustellen, weil Kutinschichten in der Fläche kaum doppelbrechen, stören sie nicht. Die Nebenzellen haben eine völlig andere Gestalt als bei den Akazien und belegen dadurch die Konvergenz der Bildung. Die Laubblattspreite trägt die Stomata sanft eingesenkt, wie das ja die Regel bei beweglichen Blättern sein soll. Das fehlt jedoch an den Phyllodien ganz oder fast ganz. Wir untersuchten *Oxalis rusciformis*. Während die Wandungen der Blättchen-Epidermis ganz dünn ist, ist sie beim Phyllodium recht derb; man findet daher außen an den Schließzellen ein ziemlich deutliches Gelenk; bei Porsch war es nur undeutlich zu sehen (Alter?). Innen ist die Wand der Nebenzellen so dünn, daß ein Gelenk überflüssig ist. Die Stomata selber sind am Blatte breiter, beim Phyllodium dagegen schmaler und höher. Es nähert sich das etwas an *Acacia* an. Von oben betrachtet sind die Stomata beim Phyllodium kürzer. In beiden Fällen ist die Radiomicellierung zu erkennen. Das hantelförmige Lumen, die Endblasen und nicht zuletzt die Betrachtung der Fläche bezeugen, daß beim Phyllodium die Mittelpartie stark verdickt und gegen die Blase nach Art der *Cyperaceae* in der Wand verdünnt ist.

Alles in allen ist die Aehnlichkeit mit Akazien zwar sehr groß, aber prinzipielle Unterschiede belegen wieder, daß eine Konvergenz vorliegt. Auch hier ist, wie die gelegentlich vorkommenden Blättchen

mit angedeuteten Gelenken anzeigen, der biogenetische Lehrsatz gültig. Die Derbheit der Epidermis und die Uebernahme der Festigung durch die Epidermis erklärt wohl die Konvergenz der Stomata mit *Cyperaceae* und *Gramineae*.

Innerhalb der *Leguminosae* sind noch auf anderem Wege Veränderungen der Assimilations- und Transpirationsorgane eingetreten, von denen wir die Flügelbildung und Rutenbildung an Stelle der abfälligen Blattorgane hervorheben. Wieder müssen wir auf die vorzügliche Arbeit von Porsch (35) verweisen.

h. Rutenzweige.

a) Allgemeines und Genisteentypus.

Wir haben nicht nur einen interessanten Typus der Spaltöffnungen an sich vor uns, sondern wegen des Vorkommens anderer Stomata an den Keimblättern und an zeitweise lebenden Blättern gewissermaßen phylogenetische Entwicklungsreihen, worüber sich Porsch besonders eingehend äußert, sodaß wir uns da kurz fassen können. Das physiologisch Eigenartige ist erst der Umstand, daß die Kutinisierung die Wandung nicht nur der Epidermis, sondern auch der Außen- und Innenhörner der Schließzellen selber ergreift. Von allen uns bekannten kutinisierten Membranen gilt der Satz, daß die größte Achse der Micellierung senkrecht zum Umfange ihres Querschnittes steht. Diese Membranen werden nachträglich durch Erguß erzeugt und damit dürfte auch die Richtung der Micellierung der Dipolsubstanzen stäbchen- oder schmal scheibchenförmiger Gestalt zusammenhängen. Das bedingt eine große elastische Dehnbarkeit aller solcher Membranen in der Fläche, die man leicht von Kutikularhäuten und letzten Endes vom Flaschenkork her kennt. Irgend eine besondere Dehnbarkeit in bestimmter Richtung der Ebene pflegen diese Membranen ebensowenig zu besitzen, wie eine starke Lichtbrechung beim Beobachten in der Flächenansicht, wodurch das Studim der darunterliegenden Zelluloseschichten erleichtert wird. Leider beobachtet man daher oft nur sehr geringes Doppelbrechen trotz großer Dicke und nicht sehr hoher Interferenzfarben.

Die gerichtete Dehnbarkeit solcher Konstruktionen wird durch die darunter befindliche Zelluloseschicht, nicht durch die Korkschichten gegeben. Um nun sicher eine gerichtete Dehnung der Wand auszuführen, finden wir immer in extremen Fällen eine Verkürzung der Außen- und Innenwände der Schließzellen, dafür aber eine starke Biegung der Rücken- und auch der Bauchwände. (Wir bitten die Bilder der *Aloë-* und *Allium*-Arten zu vergleichen!). Der Widerstand ist hinten kleiner, und so biegt sich der Rücken infolge der Radiomicellierung besonders stark, was gegen den Widerstand der Mitte stattfindet. Die Verdickung der Schließzellen ist meist asymmetrisch. Der Absatz der Verdickung ist nicht so plötzlich, daß man auf der Fläche alles leicht erkennt, aber ein Hantellumen pflegt in Längsschnitten sichtbar zu sein. Das Ganze bezweckt eine Zerlegung der physiologischen Ober- und Innenwand in die eigentlich kurzen morphologischen Ober- und Innenwände und die Rück- und seltener Bauchwand, die infolge der Vorwölbung auch in der Fläche wirken. Die Stomata sind

daher oben und innen eingestellt im Flächenabzug schmäler und oft auch kürzer als in der Mitte (Taf. XII, Fig. 19). Damit eine Bewegung erfolgt, muß aber auch noch eine besondere Gestalt der Nebenzellen vorhanden sein. Diese sind im Querschnitte mehr oder minder halbmondförmig, weil die dünne Rückwand der Schließzelle in sie hineinragt.

In *Genista tinctoria* kennen wir eine Form, die noch deutlich die lederigen Blätter behält. Wie in einem normalen Blatte liegen die ebenfalls gewellten, antagonistisch micellaten Nebenzellen innerhalb der gewellten Epidermis, ohne sich in Größe und Gestalt sonderlich auf der Flächenansicht von ihrer Umgebung zu unterscheiden. Die Epidermis trägt eine starke Kutinschicht und durch deren Verjüngung gegen die Schließzellen hin entstehen die äußeren Gelenke. Die Schließzellen tragen derbe und große Außenhörner, die durch den Gegensatz zu den kleineren Innenhörnern die asymmetrische Verdickung der Schließzellen erzeugen. Die Rückwand wölbt sich etwas in die Nebenzellen vor. Im Längsschnitte der radiomicellaten Schließzelle beobachten wir die Hantelform ohne scharfes Absetzen gegen die Endblasen.

Bei *Genista sagittalis* sind zwar die Blätter noch vorhanden; jedoch haben sie offenbar keine große Bedeutung für Assimilation und Transpiration mehr. Diese Funktionen werden in der Hauptsache und für die meiste Zeit durch die mächtigen Flügel des Stengels übernommen. Die Epidermiszellen der Blätter haben weniger dicke Wände als beim Phyllocladium und die Nebenzellen gleichen ihnen in Größe und Gestalt völlig; nur zeigen sie in Mehrzahl vorhanden eine antagonistische Micellierung. Die Schließzellen sind deutlich etwas eingesenkt und unten umfaßt. Die Verdickungen der Schließzellen sind nicht stark und die Größe der Ober- und Unterfläche weicht wenig von der Mitte ab.

Am Phyllocladium dagegen sind die Nebenzellen verkleinert und umfassen antagonistisch-micellat den oben offensichtlich kleineren Spaltöffnungsapparat. Die längsgeschnittenen hantelförmigen Schließzellen sind nicht versenkt, aber die Kutinhörner sind sehr mächtig und ebenso wie bei den anderen Epidermiszellen auf dem Querschnitte senkrecht zur Oberfläche micellat. In der Hauptsache besteht die asymmetrische Verdickung außen und innen aus solchen Kutinhörnern. Die 4—5 Nebenzellen nähern sich stark der Mondform auf dem Querschnitte und haben deutlich ein äußeres Gelenk gegen die Schließzellen.

Bei *Genista radicata* sind die Blätter bereits hinfällig; sie grünen nur in der feuchteren Frühjahrs- und Frühsommerzeit, um in der Trockenzeit abzufallen. Ihre Nebenzellen gleichen den anderen Epidermiszellen und haben ebensolche dünnere Wände. Die Stomata selber sind stark eingesenkt und unten umwallt. Außen- und Innenseite sind etwa gleich groß, wobei die Vorwölbung der Rückwand noch nicht sehr auffällig ist. Porsch deutet das als Atavismus, als eine zum Organisationsmerkmal gewordene Anpassung an noch nicht so extreme Trockenheit. Man könnte aber vielleicht unbeschadet der phyletischen Deutung die Frage aufwerfen: Sollen nicht gerade diese Laubblätter in der noch feuchten Periode als in der für die Verdunstung ungünstigeren

Hauptvegetationszeit eine größere Transpiration besorgen? Die Stomata der Keimblätter lassen selbst die Einsenkung vermissen. Bei beiden haben wir keine übergroße Verdickung des sonst noch normalen Apparates.

An den Rutenzweigen ist die oft (z. B. von Kerner von Marilaun) abgebildete Versenkung der Stomata in Rillen mit Haarbelag zu sehen; diese wird wohl mit Recht als xerophile Anpassung gedeutet. Innerhalb der sehr stark kutinisierten Epidermis der Gruben zeichnen sich die Apparate und Nebenzellen durch eine Umringung aus. Die Nebenzellen sind viel kleiner als die anderen Epidermiszellen. Dabei haben sie außen und innen ihre größte Breite, weil die Mitte durch die Vorwölbung der Schließzellenrückwände verkleinert ist. Ihre Wände gegeneinander und gegen die Schließzellen sind feiner als die sonstigen. Das Gelenk gegen die Schließzelle ist deutlich. Wie in der ganzen Epidermis ist an den anderen Stellen unter der Kutikula eine starke Kutinschicht mit der zur Oberfläche senkrechten Micellierung vorhanden. Die Schließzellen haben außen ein mächtiges Kutinhorn. Daneben ist auf der Innenseite die Verdickung der Schließzellen sehr stark, aber aus Zellulose gebildet. Außen sind die Schließzellen genau so schmal wie innen. Die vorgewölbte Mitte vollzieht passiv die geringe Oeffnung der Spalten, die hier durch die Lagerung in der Rille und durch die Ringe vor Gewebespannungen geschirmt sind. Die Längsschnitte lassen Hantellumen und allmählich abgesetzte Endblasen beobachten. Nach Porsch ist diese Gestaltung eine durch die Rillen am völligen Ausschwingen zum xeromorphen Bau gehinderte Erhaltung eines sonst durchlaufenen Zwischenzustandes.

Einen ähnlichen Bau hinsichtlich der nur an günstigen Standorten erhalten bleibenden, sonst im trockenen Sommer abfälligen Laubblättchen zeigt *Sarothamnus scoparius* (Taf. XII, Fig. 19, Bild 1—4); nur kommt es nicht zur tiefen Rillenbildung. Nach den Untersuchungen von Porsch trägt die dünnwandige Oberhaut der Keimlinge ohne Einsenkung Spaltöffnungen, deren Rückwand sehr dünn ist; das Lumen ist auf dem Querschnitte dreieckig. Als Besonderheit erscheinen die ungebogenen Außenhörner, die gewissermaßen eine Art Schwimmblattyp erzeugen. Abgesehen von dem fehlenden Umbiegen der Hörner und dem dafür erfolgenden Versenken sind die Stomata der Laubblätter ebenso gestaltet. Wieder deutet das Porsch als einen Atavismus, als ein Festhalten einer veralteten Organisation bei einem rudimentären Organ. Jedoch könnte man geradeso die Dauer der Wirkung des Blattes in einer feuchteren Periode geltend machen; denn durchaus nicht alle Standplätze vom Besenginster sind so trocken und begünstigen die Transpiration. Auf dem Blatte sind die etwa 4—5 Nebenzellen von gleicher Gestalt wie die sonstigen Epidermiszellen; nur die antagonistische Micellierung unterscheidet sie.

An den Rutenzweigen mit ihrer Seilkonstruktion und Drehbarkeit fällt die mächtige Entwicklung der senkrecht zur Oberfläche micellierten Kutinschichten auf. Der Ansatz der Schließzellen ist infolge lokalen Schwindens der Kutinschichten als Gelenk gezeichnet.

Da die Kutinschichten in der Aufsicht sehr wenig doppelbrechen, so ist die Micellierung der antagonistischen Nebenzellen nur bedingt

durch dünne Zellulosewände und nicht so deutlich wie man es gerne für die Beobachtung hätte. Die Nebenzellen grenzen mit dickeren Wänden gegen die sonstige Epidermis als aneinander, was wir schon als einen mechanischen Ring zum Abschirmen des Apparates gedeutet haben; sie sind selber hornartig vorgezogen. Gut ausgebildet ist der halbmondförmige Querschnitt und die kleinere Außen- und Innenansicht der Schließzellen; dabei sind die Schließzellen selber auffallend hoch, was schon Porsch hervorhebt. Die Verdickung der schräg gestellten Zellulosewände ist dabei (Taf. XII, Fig. 19) gar nicht stark und abgeschrägt; dagegen ist außen und innen ein mächtiges Kutinhorn aufgesetzt. Die apikalen Längs- und Querschnitte durch die Schließzellen zeigen keine stark verdickte Wand, aber man erkennt eine solche auf den medianen Quer- und Längsschnitten. Dabei ist das Hantellumen mit allmählichem Abklingen der mittleren Wandverdickung zu erkennen. Setzen wir noch die ausgesprochene Radiomicellierung hinzu, so ist die Schilderung dieses vollkommenen Genisteentypes fertig.

Fast das Extrem dieses Genisteen-Types stellen die Apparate von *Spartium junceum* dar, von dem wir das Material wieder Herrn Prof. v. Faber verdanken. Die Pflanze gedeiht bereits in zeitweilig ziemlich trockenen Macchien, wenn wir auch auf Cherso, Hvar, Dubrownik, Kotor die Beobachtung machten, daß die Pflanze gerne an ephemere Wasserrinnen geknüpft ist. Wieder folgen wir in der Betrachtung der Querschnitte den Porsch'schen Untersuchungen, die wir bestätigen und deren Bilder wir auch zum Verständnis beifügen. (Taf. XII, Fig. 19, Bild 5—9). Schon die Stomata der Keimblätter sind eingesenkt (Bild 9); noch mehr gilt das von denen der Laubblätter; die Bilder erinnern stark an manche Liliaceen. Hinter der Anheftung mit einem deutlichen Gelenke sind die plattgedrückten Schließzellen in die Nebenzellen vorgewölbt. Bei den Apparaten der Rutenzweige (Bild 8) ist die Rückseite der erhöhten Stomata ebenso vorgewölbt, wie die Außen- und Innenseite extrem verkleinert sind und eigentlich nur mit den mächtigen Kutinhörnern hervorragen. Dadurch gewinnt die obere Flächenansicht (Bild 5) ein ganz eigenartiges Gepräge. Die Bauchwand ist vorgewölbt. In der Mitteleinstellung sind die Schließzellen besonders groß. Da aber die Kutinhörner ebenso schwach brechen wie die sonstige extrem starke Kutinschicht und nicht stören, so kann man die Micellierung der Zelluloseschichten leicht als radiomicellat erkennen (Bild 6). Die Nebenzellen sind mondförmig und außen mit Gelenk, innen mit dünnen Wänden versehen. Sie zeichnen sich in der Flächenansicht durch Kleinheit aus, besonders bei Einstellung auf die Mitte der Schließzellen. Die gemeinsame Wand der Schließzellenden ist etwas verdickt. Das Hantellumen und der apikale Querschnitt ergeben das gewohnte Bild (7).

Einen sehr eigenartig gebauten Spaltöffnungsapparat finden wir bei den

Casuarinaceae.

Die phylogenetische Stellung derselben.

Der Bau der vegetativen Organe besonders der Polsterphyllocladien weist eine so treffende Aehnlichkeit zu den *Equisetaceae* auf, daß man das immer als ein Paradestück für die Konvergenz angesehen hat.

Weil nun noch die Phyllocladien der *Ephedraceae* Aehnliches zeigen, so hat man seit langem in den *Casuarinaceae* eine Bindefamilie zu den Coniferen gesehen. Wettstein (38) hat diese Aehnlichkeit der Verticillaten mit den *Gnetaceae* betont. Unter dem Einflusse dieser Gedankengänge steht nun auch die Arbeit seines Schülers Porsch, die wir so oft in ihrer Gründlichkeit und Gedankenreichtum hervorheben konnten. Seine Untersuchungen (91 und 35) sind hinsichtlich der Aehnlichkeit der Stomata grundlegend geworden. Er hat vor allem mit *Casuarina quadrivalvis* gearbeitet, betont aber, daß die anderen vergleichsweise herangezogenen Arten völlig homologe Bilder ergeben. Auch in dem Handbuche von Solereder (80) sind eine Reihe von Beobachtungen hinsichtlich der Verteilung usw. und Bilder enthalten, ohne daß er aber auf die uns hier interessierenden Einzelheiten eingeht.

Die Stomata stehen quer zur Längsrichtung der Triebe derart, daß sie reihenartig liegen, wobei sie noch seitlich alternieren. Bei den meisten Arten liegen sie in Rillen; so auch bei der von uns untersuchten *Casuarina equisetifolia*, von der uns v. Faber in dankenswerter Weise Material zur Verfügung gestellt hatte. Zwischen jeden Spaltöffnungsapparat und seinen rechts und links des Spaltes parallelen Nebenzellen sind immer bei den einen Arten 2, bei *C. equisetifolia*, die wir untersuchten, 3 Zellen eingelagert. Die Micellierung der Nebenzellen ist dem Spalt parallel. Bei Solereder werden sie so abgebildet, daß sie auch an den Enden die Schließzellen umfassen. Das war bei unseren Präparaten meist nicht der Fall, sondern die Enden grenzten an andere in der Nähe zum Spalt quermicellierte Zellen an.

Schon bei den Nebenzellen der nicht mit Kongregationen gepanzerten Epidermis der Furchen fällt die minimale Doppelbrechung auf; sie teilt das mit allen stark kutinisierten Membranen. Die Flächenansicht der Stomata selber ist sehr eigenartig. Wir haben eine Gleichheit mit einem Gramineen- oder Coniferentyp. Die gemeinsame Wand ist stark, die beiden Leisten sind extrem verdickt. Aber die Stomata sind nur selten wirklich in den Einzelzellen symmetrisch gebaut. Wie aus unseren Abbildungen (Taf. IX, Fig. 20) ersichtlich, ist fast immer mindestens eine Seite am Ende zugespitzt, die andere verbreitert. Dann ist der Spalt in der Mitte gelegen. In sehr vielen Präparaten, zumal nach außen zu, ist die Spaltöffnung asymmetrisch gebaut. Der Spalt ist (Taf. IX, Fig. 20, Bild 7) oben nach der einen Seite ausgeweitet und die gemeinsame Wand ist kurz und unverdickt, unten dagegen ist nach der anderen Seite dasselbe der Fall. Das ist etwas, was völlig aus dem Rahmen der Coniferen herausfällt.

Will man die Doppelbrechung bestimmen, so stößt man auf große Schwierigkeiten, weil die Wandung trotz ihrer Dicke wegen reicher Kutineinlagerung nur ganz schwach bricht. Mit allem Vorbehalte zeichnen wir die Längsmicellierung der Verdickungen ein. Wir betonen, daß wir diese Längsmicellierung auch bei *Quercus ilex* vorfanden (Taf IX, Fig. 16, Bild 4—6). Eine Verholzung wie bei normal entwickelten Coniferenstomata liegt also ebenso wenig vor wie eine Zellulosemembran. Es ist alles kutinisiert. Das kann unserer Ansicht nach gar nicht mit den Coniferen verglichen werden. Auch Wassermann (82) äußert sich im gleichen Sinne.

Porsch betrachtet mehr die Querschnitte. Die vorgewölbten Nebenzellen (Bild 2) haben außen eine Verdünnung. Das Bewegungsgelenk ist in hohem Maße wie bei den *Equisetaceae* angeordnet. Zweifelsohne ist die Nebenzelle an der Bewegung beteiligt. Leider erlaubte es uns das Material nicht, eine vergleichende Untersuchung verschiedener Entwicklungsstadien zu unternehmen.

Wir möchten in Analogie mit den *Equisetaceae* glauben, daß auch hier ein Festlegen im Sinne von Riebner (47) vorliegt. Nun kommen wir zu einer Konvergenz zu den *Equisetaceae*; aber auch hier bezeugt sowohl das Flächenbild wie die Kutinisierung, daß es sich nur um eine Konvergenz handelt.

Wie bei allen Typen der *Gramineae*, *Cycadaceae* und *Coniferae* ist die Endblase dünnwandiger als aufgeblasen (Bild 3). Das sieht man sehr schön auf den Längsschnitten (Bild 4) der Stomata, die leicht auf Querschnitten durch den Stengel zu finden sind. Die Gestalt ist sattelförmig, sodaß unten der Grund des Stoma gerade liegt, oben dagegen die Endblase vorgewölbt erscheint. Man erkennt in der Mitte auf den Rückwänden eigenartige 6—8 Leisten, die wieder an die *Equisetaceae* erinnern. Aber es hat keinen Sinn, auf diese Gestaltung hin eine Verwandschaft zu konstruieren, wir haben das schon im Laufe dieser Arbeit oftmals gezeigt.

Der apikale Querschnitt ergibt uns ein Bild, das wieder sowohl an viele *Filicales*, *Cycadales* als auch Coniferen erinnert; aber es ist immer der Unterschied durch die Kutineinlagerung gegeben. Offenbar besteht aber nach den Porsch'schen Bildern nur eine kleine Stelle der Rückwand aus reiner Zellulose. Wir dürfen dabei jedoch nicht außer Acht lassen, daß die dünnen Kutinwände leicht biegbar sind. Der Querschnitt erinnert sehr stark an die *Equisetaceae*. Die unteren schief gestellten Wände haben Kutinwandungen. Das läßt sich auch funktionell nicht mit der Verholzung der Coniferen etc. vergleichen, weil diese Kutinwandungen nicht wie die verholzten Wände starr sind. Daß nun die *Casurinaceae* aber nicht von Gymnospermen direkt abstammen, das bezeugt außerdem das gelegentliche Vorkommen rudimentärer Hinterhofleisten. Offen gestanden wird damit die Aehnlichkeit mit einer Gestaltung, wie sie *Dasylirion* besitzt, größer als mit den Coniferen. Die Kutinisierung findet zudem bei den *Genisteae* vieles Gemeinsames.

Wir kommen nun zu der Feststellung von Porsch, daß der stomatäre Apparat bei den nach ihm phylogenetisch tief stehenden Cycadaceen am größten ist und über die Coniferen zu den *Casuarinaceae* abnimmt. Da hat denn schon Wassermann darauf hingewiesen, daß die höchsten *Coniferales*, mit denen man *Casuarina* verknüpfen könnte, einen sehr bedeutenden Größenunterschied untereinander aufweisen. Gerade unsere obigen Untersuchungen haben die konvergente Natur der *Cycadales* und *Coniferales* aufgezeigt. Es handelt sich bei der anomalen Größe der Kerne, Zellen und Stomata der *Cycadales* um eine abgeleitete Sache.

Den letzten Beweis gegen die Abstammung der *Casuarinaceae* von *Coniferales* hat aber Porsch selber erbracht. Er bildet die Stomata

der Keimlinge ab und zwar so, daß die Stomata ganz nach der Art der Dikotyledonen sind.

Für *Dasylirion* gilt übrigens fast dasselbe. Um sich nun nicht in Widersprüche zu verwickeln, setzt er hier eine Sonderanpassung der Keimblätter voraus, und statt gerade da den biogenetischen Lehrsatz anzuwenden, macht er folgende Konstruktionen: „Die weitgehende anatomische Uebereinstimmung im Bau der Spaltöffnungen der Keimblätter verschiedener Verwandtschaftskreise findet demnach ihre Erklärung in der Notwendigkeit, mit möglichst geringem Aufwande an Bildungsmaterial und Formbildungsvermögen einen Apparat zu schaffen, der den Ansprüchen der relativ günstigen auf die Keimpflanzen einwirkenden äußere Faktoren. aber auch nur diesen genügt", oder „Die Gattung *Casuarina* würde in ihrem Keimblatte denselben Spaltöffnungstyp auch dann ausbilden, wenn der spezielle phylogenetische Vorläufer der Gymnospermen ganz anders ausgesehen hätte. Wir haben hier also keineswegs eine bloße Wiederholung früherer Stadien vor uns, sondern diese Wiederholung ist in der Anpassungsnotwendigkeit der Gegenwart begründet".

Wir können sehr wohl diese Gedankengänge von Porsch verstehen. Erstens wird wohl immer eine nur auf morphologische Beobachtung begründete Phylogenie sehr stark subjektiv beeinflußt sein, anders als eine die objektive Serologie benützende morphologisch unterbaute Phylogenie. Die Primitivität der Windblütler war in der Zeit, als Porsch seine sonst sehr gute und gedankenreiche Arbeit schrieb, ein Dogma, um das so leicht keiner herumkam, ja sie wird auch heute noch vielfach vertreten. Ergaben nun die Untersuchungen einerseits eine sonderbare Embryologie und dazu noch eine so „eklatante" Aehnlichkeit gerade der Querschnittsbilder der Spaltöffnungen, so mußte er die Gedankengänge so, wie er es tat, ziehen. Eine falsche Auffassung kann unter Umständen auch fruchtbar sein. Errando non negando discimus! Ueber die Stellung von *Casuarina* bitten wir übrigens die unter 92 angegebene Literatur zu vergleichen.

Indem wir die von uns noch untersuchten Kakteen einer späteren Arbeit vorbehalten, weil nur das gesamte Sukkulentenproblem uns wirklich Neues in dieser Richtung bringt, aber eine solche Abhandlung weit über den Rahmen dieser Arbeit gehen muß, wollen wir die Komplikationen der Spaltöffnungsapparate verlassen und uns der „Reduktion" desselben zuwenden. In wieweit allerdings in diesem Falle eine wirkliche Vereinfachung vorliegt, das möge die folgende Behandlung ergeben.

Schwimmblattypen.

a) Anatomischer Bau.

Nachdem wir im vorhergehenden das komplizierteste an Spaltöffnungsapparaten betrachtet haben, was uns begegnet ist, wollen wir uns nun den Apparaten der Wasser- und Sumpfpflanzen zuwenden, die hinsichtlich der Schließzellen reduziert sind. Es mögen aber nur die behandelt werden, die Luft führen. Wir trennen mehr oder minder scharf die Hydathoden ab, die ja auch topographisch und gestaltlich

oft sehr stark von den Luft führenden Spaltöffnungen unterschieden sind. Fast alle Spaltöffnungen von Wasserpflanzen, so reduziert sie sonst sind, haben eine sehr starke Ausbildung der Außenhörner um die Eisodialöffnung. Die grundlegende Arbeit stammt von Haberlandt (60). Weiterhin ist das Gedankengut dieser Arbeit in der Physiologischen Anatomie von ihm behandelt worden (3). Eine der wenigen Ausnahmen der Ausbildung der Außenhörner haben wir oben für *Azolla* und *Salvinia* behandelt. Sonst ist es aber geradezu auffallend, wie die Abkömmlinge aus den verschiedenartigsten Pflanzenfamilien konvergent ähnlich gebaut sind. Der obige Autor erwähnt solche Formen aus den Familien der: Farne, Commelinaceen, Gesneraceen, Lemnaceen, Acanthaceen, Nymphaeaceen, Trapaceaceen, Hydrocharidaceen, Alismataceen u. m. Wir sind aber überzeugt, daß bei näherer Betrachtung sich auch hier wie in ähnlichen Fällen Differenzen in unwesentlichen Punkten ergeben würden. Wenn wir im folgenden eine Reihe aufstellen, so ist es eine Reihe der Organisationshöhe, etwa in dem Sinne, wie sie Goebel in seiner Organographie gebraucht, nicht etwa eine phylogenetische Reihe, die an sich sehr wertvoll wäre, aber den Rahmen dieser Arbeit sprengen müßte.

An den Anfang stellen wir die Spaltöffnungen, die ohne sehr große sonstige Wandlungen noch relativ normal entwickelte Schließzellen besitzen. Diese können auch noch bei so hochgradigem Wasserentzug, wie es die Plasmolyse darstellt, geschlossen werden, aber in der Natur wird man sie trotzdem immer offen finden. Es ist mir eine Freude zu erwähnen, daß es mein Lehrer Stahl war, der diese Beobachtung wohl mit seiner Kobaltmethode zuerst gemacht hat. Er hat dann später mit der Molisch'schen Infiltrationsmethode die Sache weiter verfolgt. Auch wir hatten bei pflanzengeographischen Arbeiten oft Gelegenheit, Weiden am Standorte auf die Oeffnungsweite mit der Infiltrationsmethode zu prüfen. Wir bekamen immer ein Eindringen von Petroleum, ja fast immer ein solches von Paraffinöl, was bekanntlich durch eine große Viskosität eine sehr weite Oeffnung der Stomata anzeigt.

Kennzeichnend für diese Weidenspaltöffnungen *Salix purpurea* (Taf. XIII, Fig. 21, Bild 1—3) und auch für die der Pappeln ist die starke Ausbildung des Außenhofes, die sich besonders nach Sudanfärbung deutlich hervorhebt. Die Schließzellen sind noch mit einem Hinterhorne versehen und auf dem Querschnitte sonst nicht besonders figuriert. Die Schließzellen sind deutlich radiomicellat und die beiden Nebenzellen ebenso wie die zwei an den Enden gelegenen antagonistisch micelliert. Die Nebenzellen bilden zumeist ein Kreuz, in dessen Mitte die Schließzelle liegt, eine sehr häufige Anordnung bei Dikotyledonen. Es handelt sich, wenn wir von der Ausbildung des Außenhornes absehen, um eine Reduktion der Reaktionsfähigkeit des Plasmas. Daß letzteres der Fall ist, kann man schon deutlich an dem Umstande erkennen, daß man einen Strauß von Weidenblättern bei längerem Wege nicht unvertrocknet heimbekommt. Die Blätter verwelken zudem häufig selbst im Wasserglase, wenn man sie in trockener Luft stehen läßt. Eine vergleichende Untersuchung von Weiden verschiedener Standorte hat interessante Beziehungen gebracht, soll aber hier nicht ausgeführt werden.

Etwas weiter geht die Reduktion oder, wenn wir so sagen wollen, die Sonderbildung bei Schwimmblättern vom Typ des *Potamogeton natans; Alisma natans, Limnanthemum nymphaeoides* verhalten sich übrigens ähnlich. Ueber die Oeffnungsbewegungen von *Potamogeton natans* hat auch schon Leitgeb (6) eingehende Untersuchungen angestellt; er fand ein Aufgehen in Wasser. Die Stomata haben hier noch eine gewisse Bewegungsfähigkeit; aber zu einem regelrechten Schlusse kommt es nicht mehr. Wir fanden den Spalt immer etwas geöffnet, selbst in den Glyzerinpräparaten.

Schon Haberlandt erwähnt den „Spaltenverschluß" trotz stärkerer Ausbildung der Außenhörner durch die Bauchwände. Man kann auf den Schwimmblättern noch gelegentlich Spaltöffnungen finden, die sich völlig schließen, aber die Mehrzahl tat das bei unserem Materiale nicht mehr.

Die Micellierung der Stomata ist völlig normal. Bei der großen Feinheit der Wandungen ist es allerdings nicht ganz leicht, diese Dinge zu erkennen.

Die zwei seitlichen Nebenzellen griffen unten um die Schließzellen, sie waren antagonistisch micelliert. Deutlich heben sich aber die Spaltöffnungen aus der sonst quer zur Länge des Blattes gestreckten und längs dem Blatte micellaten Epidermis heraus. Die Enden waren nicht anders als mit gewöhnlichen Epidermiszellen besetzt ohne antagonistische Micellierung. Auf dem Querschnitte sind die Nebenzellen ebenfalls deutlich (Taf. XIV, Fig. 22, Bild 1—4). Die Schließzellen sind mit sehr deutlichem Außen- und weniger deutlichem Innenhorne versehen. Die „Verdickungen" der Außen- und Innenwände sind dagegen geringfügig oder gar nicht vorhanden. Es ist dieser Umstand insofern von besonderer Bedeutung, als die Spaltöffnungen zweifelsohne eine gewisse Bewegungsfähigkeit besitzen. Da kann die vertikale Komponente der Bewegung sicherlich ebensowenig in Frage kommen wie bei *Azolla*, die nicht einmal die Hörner besitzt und sich ohne Verdickungsleisten doch nach Schäfer (7) bewegt. Wir haben hier eben eine Bewegung nur infolge der Radiomicellierung.

Eine ganze Reihe von Spaltöffnungen gehören mehr oder minder in diese Gruppe. Sie schließen sich teils noch etwas besser, teils gehen sie auch schon zu den folgenden über. *Alisma plantago* und *Butomus umbellatus* besitzen beide sehr ähnliche Apparate. Die seitlichen Nebenzellen sind kleiner aber ebenso deutlich antagonistisch wie die größeren an den Enden, die ganz oder fast ganz die Breite der Schließzellen und die beiden Nebenzellen einnehmen. *Typha angustifolia* ist unten deutlich umwallt, sonst mit Kreuzform der Nebenzellen versehen. Bei *Scheuchzeria* sind die Zellen an den Enden kleiner, aber die Micellierung ist überall gleich.

Die Wände aller dieser Stomata und noch mehr der Nebenzellen sind sehr dünn, wie die der ganzen Epidermis. Die Spaltöffnungen selber jedoch haben eine Kutikula, die besonders an den Hörnern deutlich verdickt ist. Der Bau der Spaltöffnungen von der Fläche gesehen, ist bei den Dikotylen ähnlich; aber die Zahl und Gestalt der Nebenzellen ist wesentlich anders. Wir konnten aber fast immer den Antagonismus der Nebenzellen oder ihrer der Spaltöffnung nahen

Stellen nachweisen. In den anderen Fällen gelang es nicht, die Doppelbrechung so deutlich zu erkennen, daß man ihren Charakter oder den des Dichroismus bestimmen könnte. Die Zahl der Nebenzellen ist hier verschieden; sie sind aber unregelmäßiger und mit mehr oder minder buchtig gewellten Wänden versehen. Wir untersuchten *Peplis Portula* (Bild 8) mit meist 3 Nebenzellen, *Callitriche vernalis* mit 7 Nebenzellen (hier ist die antagonistische Micellierung nicht zu sehen), *Marsilia* (2—5 Nebenzellen [Bild 9 u. 16]), *Caltha palustris* (ca. 5 Nebenzellen, *Menyanthes trifoliata* mit ca. 5 Nebenzellen). Dagegen behielten einige Cyperaceen wie *Heleocharis palustris* immer noch die Bauart der Familie bei, auch wenn die Stomata die Verschlußfähigkeit verloren hatten. Die Wände waren allerdings sehr dünn. Die Stomata selber können emporgehoben oder sogar in seichte Gruben versenkt sein.

Die Spaltöffnungen von *Pinguicula* kann man vielleicht auch in diesen Typus einbeziehen. In den aufgehellten Präparaten fanden wir offene Stomata bei: *Calla, Caltha, Pinguicula, Marsilia, Scheuchzeria, Callitriche vernalis, Peplis.* Zu einem Verschlusse unter diesen Bedingungen brachte es jedoch *Alisma plantago, Butomus, Parnassia, Menyanthes.* Bei *Scheuchzeria* konnten wir an den Präparaten ein Einbeulen der Rückenwände beobachten.

Nicht ganz scharf hiervon geschieden sind die Stomata, bei denen der Innenhof völlig ebenso zurücktritt, ja sogar die eigentliche Spalte fehlt. Die Außenhörner bilden von oben gesehen einen engeren Spalt als die Schließzellen. Wir geben das in Bildern (Taf. XIV, Fig. 22, Bild 12—15), zum Teil nach Haberlandt, wieder. Hierher gehören unter anderem *Lemna minor* und *L. gibba*, sowie *Nymphaea alba*, die wir untersuchten. Wenn auch die Häute so dünn waren, daß man kaum eine Doppelbrechung feststellen kann, so ist die Kutikularschicht des Außenhornes immer deutlicher sichtbar. Es gelang uns bei allen die Radiomicellierung festzustellen, bei *Nymphaea* vielleicht auch noch den Antagonismus der Nebenzellen. Bei *Lemna* dagegen gelang es nicht.

b. Die Kutinisierung des Außenhornes.

Ist es möglich unter diesen Typen solche zu finden, die bei völlig oder fast völlig unverdickter Außen- und Innenwand infolge der Radiomicellierung noch zu einer schwachen Bewegung befähigt sind, so muß einem anderen Momente in der Bauart aller dieser Stomata ein besonderes Gewicht beigelegt werden; das ist die gute Ausbildung der auch sonst mehr oder weniger vorhandenen Außenhörner.

Die Ergebnisse, die wir an den extremen Ausbildungen studieren wollen, können wir sicher auf die anderen übertragen. Wir erheben also mit Haberlandt die Frage: Was hat das Außenhorn im Besonderen und im Allgemeinen bei diesen Stomata zu bedeuten? Die Antwort auf diese Frage gibt uns Haberlandt in der oben zitierten Arbeit. Er lehnt die Deutung einer Erschwerung der Verdunstung, (die er in anderen Fällen anzunehmen geneigt ist), in diesen Fällen ab. Er sieht in dieser Einrichtung eine Erschwerung des Eindringens von Wasser. „Zwischen die scharfen Kanten der die Spalte begrenzenden Kutikularleisten kann nämlich das Wasser bloß in Form eines sehr

wenig widerstandsfähigen Häutchens festgehalten werden. Dieses wird sehr leicht platzen und auch alsbald durch Verdunsten verschwinden". Diese Funktion setzt also das Eindringen gewissermaßen voraus und verhindert nur das Haftenbleiben. Man beobachtet aber tatsächlich gar kein Eindringen. Ohne weiteres ist das schlechte Eindringen nämlich gar nicht verständlich.

Bekanntlich ziehen Kapillaren das Wasser hinein, sobald die Luft entweichen kann. Warum ist das bei den Spaltöffnungen nicht der Fall? Alle Versuche, in kurzer Zeit Wasser in Blätter dieser Art eindringen zu lassen, mißlangen. Nun sind ja die Schwimmblätter im allgemeinen außen mit Oel behaftet, das die Benetzung verhindert (62). Auch sehr viele der Pflanzen feuchter Standorte, wie viele Weiden (*Salix purpurea* z. B.) haben einen Wachsreif. Man hat das schon lange als Benetzungsschutz gedeutet. Einer der ersten ist Kerner in seinem Pflanzenleben gewesen. Wenn man aber die Blätter untertaucht, so dringt trotzdem kein Wasser ein, wenn der Versuch nicht allzulange währt und keine Verletzung vorliegt. Mit dem Ultrapak kann man sehr gut das Ausweichen des Wassers von den Spaltöffnungen z. B. bei *Potamogeton* beobachten.

c) Benetzungsversuche.

Es gibt aber eine Methode, die mit der Benetzung der Spaltöffnungen arbeitet und das Eindringen von Flüssigkeiten verfolgt: Die Infiltrationsmethode von Molisch, Stahl und anderen mehr. Petroläther dringt in die Stomata ein, auch wenn sie nur wenig offen sind. Etwas schlechter dringen Benzol, Xylol, Toluol und Petroleum ein. Am langsamsten erfolgt das bei Paraffinöl. Wenn wir aber die Blätter recht lange liegen lassen, dann sieht man die viskösen Flüssigkeiten wie Paraffinöl oft noch eindringen, auch wenn das nicht so rasch von statten geht. Die Verhinderung des weiteren Eindringens, bezw. dessen Hinausschieben besorgt also die Viskosität.

Wie dringt nun eine Flüssigkeit ein? Das kann man leidlich gut mit dem Ultrapak beobachten, indem man ein Blatt während der Benetzung beobachtet. Es werden zunächst die Hörner benetzt und langsam zieht sich dann die Flüssigkeit immer an den Wänden entlang hinein.

Wenn wir uns das im Sinn eines Mikrophysikers als von der Atomgröße abhängig vorstellen, so ist es zunächst ein Ausstoßen der Flüssigkeitsteilchen an eine hervorragende Stelle. Es werden die Bindungen zur Luft gelöst, und nun schiebt sich zunächst eine dünne Lage von Molekülen vor. Bei diesem Vorgange der Benetzung liegt eine Solvatation vor. Diese ist bekanntlich nicht rein willkürlich, sondern durch van der Wahl'sche Kräfte bedingt, die Spezifität besitzen; nur bestimmte Flüssigkeiten bilden Solvathüllen mit bestimmten Oberflächen. Die anderen Teilchen schieben sich langsam nach. Ist einmal eine Benetzung eingetreten, so wirken die Kräfte zwischen den Einzelteilchen der Flüssigkeit, und wir bekommen eine Kapillarwirkung. Die Geschwindigkeit der Einstellung der Kapillarwirkung ist abhängig von der inneren Reibung oder besser gesagt von der Bewegung der Einzelteilchen innerhalb der Flüssigkeit selber, von ihrer Viskosität. Wir messen mit der obigen Infiltrationsskala

eigentlich nur die Geschwindigkeit des Einstellens. Damit aber überhaupt eine Kapillarwirkung vonstatten gehen kann, muß eine erste Benetzung erfolgt sein und diese ist nicht bei allen Oberflächen und Flüssigkeiten gleich, sondern spezifisch.

Sehen wir uns nun die verwendeten Flüssigkeiten an, so haben diese zwei Eigenschaften: sie sind erstens mit starker Oberflächenaktivität begabt, zweitens sind es Fettsolventien. Was sagt streng genommen beides? Das erste besagt uns, daß die Einzelteile weniger fest aneinander haften, sondern in der anderen Flüssigkeit, sei es als ganze, sei es mit einem Pole, nicht so gleichmäßig festverankert sind, daß sie sich an der Oberfläche anhäufen. Wenn nun an diese Flüssigkeitsgrenze eine feste Oberfläche herankommt, so können wieder zwei Fälle eintreten: entweder die Körper werden an dieser Oberfläche haftend an sie herangedrängt oder sie werden abgestoßen. Wir sehen, daß es hier wieder ankommt auf die Spezifität der Oberfläche und auf die Fähigkeit, mit der gebotenen Lösung oder ihren Teilen oder mit der Flüssigkeit selber Solvathüllen zu bilden. Wenn wir nun z. B. eine mit Fett eingeriebene dünne Glasplatte auf Wasser legen, so kann sie schwimmen, weil das Wasser nicht die andere Seite benetzen kann; eine Zugabe von oberflächen-aktiver Lösung läßt sie sinken. In eine Kapillare, die innen mit einem auch noch so feinen Fetthäutchen überzogen ist, zieht kein Wasser hinein, wohl aber eine fettlösende Flüssigkeit. Das kann man umgekehrt mit einer Fettoberfläche etc. beobachten; das Wasser wird weder hochgezogen, noch haftet es darauf.

Da nun die Stomata gerade der Wasserpflanzen, aber auch der sonstigen Pflanzen, mit Korkschichten überzogen sind, so müssen wir etwas derartiges erwarten. Wir bitten die Arbeiten des Autors über die Benetzung schwer benetzbarer Sporen und Samen (61) nachzusehen.

Die Methodik unserer Versuche ist also sehr einfach; wir nehmen uns unverletzte Blätter und versenken sie zur Hälfte in die in Reagenzgläsern befindliche Flüssigkeit. Das Herausragen aus derselben begünstigt einerseits das Entweichen der Luft, andererseits läßt es einen Vergleich der benetzten mit der unveränderten Oberfläche zu.

Die Frage nach dem Objekte läßt sich sehr leicht lösen. Wir arbeiteten mit Weidenblättern von *Salix purpurea*, die uns in den Auen an Wertach und Lech leicht zugänglich waren. Schon Stahl hat auf das Verwelken aufmerksam gemacht und der Verfasser hat in ausgedehnten Versuchen über die Oeffnungsweite an Standorten gerade diese Weide als meist mit offenen Stomata versehen gekannt. Beim Heimbringen muß man sich nur hüten, die Blätter in der Luft zu tragen und sie nicht an Orten mit trockener Luft aufbewahren.

Wir prüften eine Reihe von Flüssigkeiten auf ihr Eindringen; dies erkennt man, wie bei der Infiltrationsmethode üblich, am Dunklerwerden der Aufsicht. Das Durchsichtigwerden beim Halten gegen das Licht hat sich nicht bewährt. Dunkele Beschaffenheit der ganzen oder fast ganzen Oberfläche bezeichnen wir in den folgenden Tabellen mit 3, Nester größerer Ausbreitung mit 2, vereinzelte Nester mit 1, Versagen mit 0. Zunächst waren alle Versuche, hydrophile Flüssigkeiten in die Blätter zu bringen, nicht vom Erfolge gekrönt. Es gilt das von Wasser und wässerigen Lösungen, Glyzerin, Milchsäure.

Aber auch verdünntere Lösungen von oberflächenaktiven Substanzen versagten: Phenolwasser, Anilinwasser, dünne Alkohollösungen, Aetherwasser etc. Es ist das ein Zeichen dafür, daß schon ein hoher Grad von Oberflächenaktivität und Lipoidlösungsvermögen dazu gehört. Obwohl man ja sonst schon mit diesen Flüssigkeiten Erfolge erzielt (siehe Benetzungsversuche, 61), kann man hier nichts erreichen. Alkohol absolutus drang nur sehr schwer und langsam ein. Das ist eigentlich wieder Erwarten ebenso wie das schwere Eindringen der Essigsäure, deren Dämpfe schon im Blattinneren Chlorophyllverfärbungen hervorgerufen hatten, bevor ein Eindringen zu sehen war. Diese beiden dipolartigen Flüssigkeiten haben eine sehr große Oberflächenaktivität; es scheint hier wohl mehr Lipoidlösungsvermögen beteiligt zu sein.

Leicht konnten folgende Flüssigkeiten, die mehr oder minder Fettsolventien sind, eindringen:

	Aceton	Amylacetat	Aethylacetat	Aether	Schwefelkohlenstoff	Terpentinöl
sofort	3	3	3	3	3	3

Chloroform	Bromoform	Benzin	Petroleum	Xylol	Toluol	Benzol	Methylaethylketon
3	3	3	3	3	3	3	1, nach 5 Min. 3

An Hand von Verdünnungsstufen wurde die Wirkung in wässerigen Lösungen für Aceton untersucht.

100	90	85	80	75	66	50	25	12	6	0	
3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	sofort
3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	nach 5 Min.
3	3	3	3	2	1	0	0	0	0	0	„ 15 „
3	3	3	3	3	3	1	0	0	0	0	„ 30 „
3	3	3	3	3	3	2	0	0	0	0	„ 45 „

Wir sehen also, daß auch wässerige Lösungen oder vielleicht, besser gesagt, Lösungen von Wasser in Fettsolventien nur bis zu einem gewissen Grade wirken: vielleicht hört dann die Wirkung auf, wenn nicht mehr das Wasser mit Acetonhüllen, sondern das Aceton mit Wasserhüllen umgeben ist.

Es lag nun nahe, einmal eine Reihe von Alkoholen zu verwenden, die mit steigendem Atomgewichte eine Steigerung der lipoiden Eigenschaften und auch der Oberflächenaktivität ergeben.

Methyl-	Aethyl-	Isopropyl-	Amyl-	Amylenhydrat-	Benzylalkohol	
0	0	0	1	1	0	sofort
0	0	1	2	2	0	nach 5 Min.
0	0	3	2	2	1	„ 15 „
3	3	3	3	3	3	„ 30 „

Die selbst schon gar nicht wenig oberflächenaktiven Aethyl- und Isopropylalkohole dringen zunächst recht langsam ein, dagegen die stark Fette lösenden Amylalkohole und Amylenhydrate rasch. Der wenig visköse Isopropylalkohol überholt dann aber die „zäheren" höheren Alkohole. Interessant ist vielleicht der Vergleich folgender Benzolderivate:

Benzol	Phenol	Nitrobenzol	Toluol	Benzylalkohol	
3	0	0	3	0	sofort
3	0	2	3	0	nach 5 Min.
3	3	3	3	1	„ 15 „

Wir sehen, daß die hydrophoben am raschesten, die am meisten mit Wasser mischbaren am schlechtesten eindringen.

Genau die gleichen Beziehungen gelten für eine Reihe homologer und sonstiger Säuren:

Ameisensäure	Essigsäure	Baldriansäure,	Oelsäure	Milchsäure	
0	0	3	3	0	sofort
0	3	3	3	0	nach 1/2 Stunde.

Je weniger sie Fette lösen, desto schlechter ist ihr Eindringen.

Daß die Viskosität bei einigem Warten keine allzu große Rolle spielt, zeigt die folgende Oelreihe:

Petroleum	Paraffinöl	Rüböl	Leinöl	Mandelöl	Rizinusöl	
2	0	0	0	0	0	sofort
3	1	0	1	1	0	nach 5 Min.
3	2	1	2	2	3	„ 30 „

Von dem nicht gut Fette lösenden Alkohol konnten wir vielleicht erwarten, durch Zugabe von Fett emulgierenden und lösenden Substanzen ein leichteres Eindringen zu erzielen. Das gelang uns **nicht** mit Kampher, Kaliölseife und Kali-Leinölseife. Dagegen gelang ein leichtes Eindringen, je nach dem Gehalte, mit Essigester und Aether. Genaue Reihen mit absichtlich 90% Alkohol haben wir mit Xylol angesetzt:

100	80	60	40	20	16	12	8	4	0	Xylol
0	20	40	60	80	84	88	92	96	100	Spiritus 90%
3	3	3	3	2	2	2	1	1	0	sofort
3	3	3	3	3	3	3	2	2	0	nach 5 Min.
3	3	3	3	3	3	3	3	3	0	„ 15 „

Ein ebenso beschleunigtes Eindringen in die Spaltöffnungen erzielte eine Zugabe von reiner Oelsäure zu Alkohol und auch Eissessig. Auf 5 gr gaben wir

Alkohol 90%							Eissessig						
1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6	gramm
0	0	0	1	3	3		0	0	0	0	0	1	sofort
0	0	0	2	3	3n		0	0	0	1	1	3	nach 5 Min.
0	0	1	3	3	3		0	1	2	3	3	3	„ 15 „
0	0	1	3	3	3	nach 30 Min.	1	1	3	3	3	3	„ 20 „

Es findet also eine der Erhöhung der Oberflächenaktivität ähnliche Wirkung beim Lösen von ganz lipoidophilen oder fast ganz lipoidophilen Körpern in Dipolsubstanzen statt wie in Wasser. Auch diese vermehren die Benetzbarkeit für lipoide Häute.

Damit bekommt folgender Gedankengang seine Stütze: Die mit Kork überzogenen Außenhörner der Spaltöffnungen im Allgemeinen, der Schwimmblatt-Typen, wie man sie mit **Haberlandt** nennt im Besonderen, lassen sich mit Wasser nicht (oder bei sehr langem Liegen vielleicht nur sehr zögernd) benetzen. Es kommt nicht zu einem Anhaften des Wassers in den Außenöffnungen. Die Verengung und Erweiterung nach Art eines Trichters wirkt noch strukturell erhöhend auf diese Wirkung. Sie schützen daher die Stomata vor dem Eindringen von Wasser in tropfbar flüssiger Form. Die Lufthüllen werden also lange und zähe festgehalten, auch wenn die Blätter untertauchen oder betaut werden. Daß sich an solchen Stellen auch kein Tau ansetzt, ist selbstverständlich. Wohl aber gelingt dies mit lipoiden Flüssigkeiten, die Affinität zum lipoiden Kork besitzen.

d) Andere ähnliche Atemöffnungen.

Es ist von sehr großem Interesse, daß wieder bei den Spaltöffnungen der *Marchantiaceae* genau die gleichen Einrichtungen anzutreffen sind. Bei *Fegatella conica* (Taf. XIV, Fig. 22, Bild 14 und 15). Hier ist ganz deutlich die Kutikula zu sehen. Es handelt sich nicht gerade um denselben Kork wie bei den höheren Pflanzen, aber doch um Substanzen von gleicher physikalisch-chemischer Beschaffenheit. Es möge nur nebenbei erwähnt werden, daß eine ganze Reihe von sogenannten Luftalgen sich geradeso verhält. Auch sie nehmen nur vom Substrate aus das Wasser auf, während der Regen abfließt.

Von Einrichtungen, die auf dasselbe hinauszielen, seien die bekannten erhaben gelagerten Stomata erwähnt, wie man sie z. B. für *Cucurbita* bei Haberlandt abgebildet vorfindet. Das Emporheben der Spaltöffnungen gerade von Pflanzen feuchter Standorte ist in dieselbe Denkrichtung zu setzen. Fraglos die beste Bearbeitung dieses Gedankens findet man in dem vielfach auch neuerdings geschmähten Pflanzenleben von Kerner (63). So reizvoll es gerade wäre, auf die Einrichtungen näher einzugehen, die Kerner beschreibt und von denen wir auch manche Dinge untersucht und bei denen wir mit Benetzungsflüssigkeiten Versuche angestellt haben; es muß aber hier in dieser Arbeit darauf verzichtet werden, um nicht allzusehr vom Thema abzuschweifen. Indessen soll nicht verhehlt werden, daß eine ganze Reihe von sogenannten xeromorphen Einrichtungen an Sumpf- und Moor-, sowie an Hochgebirgspflanzen eine sehr einfache Erklärung findet. Allen diesen Einrichtungen ist jedoch gemeinsam, daß Korklamellen an hervorgehobenen Stellen liegen, seien es Kutikularfortsätze, Haare oder Vertiefungen oder Wachsbeläge; immer sind es lipoide, schwer benetzbare Bildungen.

Handelte es sich bei den unbenetzbaren, unverschließbaren Spaltöffnungen um eine Verhinderung des Eintrittes des Wassers in den Spalt, so ist bei den

e) Hydathoden und Saftventilen

der Fall anders gelagert: hier ist der Spalt benetzbar. Hatten wir dort eine starke Ausbildung der Außenhörner, so sind sie hier zumeist mehr oder minder reduziert. Wie die sich nicht mehr schließenden Luftspalten sind auch die stomatären Hydathoden durch eine gleitende Reihe mit den normalen Spaltöffnungen verbunden, von denen sie sich, wie Haberlandt (3) hervorhebt, phyletisch ableiten. Ueber die Häufigkeit und viele Einzelheiten der Bauart bitten wir Volkens (97) besonders zu vergleichen. Mit kurzen Worten faßt Fitting (4) die Definition zusammen: „Die Wasserspalten, die größer (meist) als Luftspalten sind. Ihre Schließzellen sind entweder lebend und können den Spalt gleich den Luftspalten öffnen und schließen oder sie verlieren (in anderen Fällen) frühzeitig den lebenden Inhalt; der Spalt zwischen ihnen steht dann unverändert weit offen. Die für die Schließzellen der Luftspalten so bezeichnenden Verdickungsleisten werden gewöhnlich nicht ausgebildet“.

Der erste uns interessierende Umstand ist ihre Entstehung. Schon die ältesten Untersucher dieser Frage (98) haben die normale Ent-

stehung nach Art der Luftspalten nachgewiesen, ja sie kennen bei *Saxifraga* schon die zwei auf einander folgenden Teilungsschritte, die zu den Nebenzellen und Schließzellen führen. Sowohl Strasburger (76) wie auch Minden (96) bestätigen dies; ja der letzte Autor zeigt, daß die Hydathoden in vielen Fällen sehr früh angelegt, sogar zunächst noch regulär Luft zwischen sich führen; erst später erweitern sie sich, natürlich zunächst bei Gegenwart von lebendigem Inhalt, und bleiben stark erweiterte, unverschließbare Hydathoden.

Dieser erste Oeffnungsvorgang muß schon eine Radiomicellierung zur Voraussetzung haben, noch mehr aber ein Oeffnungs- und Schließvorgang. Bei einer ganzen Anzahl von Fällen ist uns die mehr oder minder große Beweglichkeit der Hydathoden in der Jugend bekannt. Haberlandt (3) erwähnt das genau so wie Strasburger (58); deutlich wird hier hervorgehoben, daß der Verlust der Beweglichkeit erst nach dem Absterben der Zellen eintritt. Es ist das in Hinblick auf die Theorie der gerichteten Beweglichkeit durch die Verdickungen besonders interessant, weil gerade von diesen Fällen das Fehlen der Verdickungen bekannt ist. Haberlandt bildet dies von *Tropaeolum* ab. Ebenso ist die Beweglichkeit beim Fehlen irgendwie bemerkenswerter Verdickungen bei den Hydathoden von *Fuchsia* bekannt (58); sie sind aber lebend und führen Chlorophyll. Wenn auch nicht sehr stark, so ist doch immerhin eine Bewegung bei *Thalictrum* nach Minden (96) bekannt. Obwohl eine nachmalige Bewegung bei einer Vielzahl von Stomata nach dem ersten Aufgehen nicht mehr auftreten soll, so muß doch das erste Oeffnen irgendwie bedingt sein. Hier versagt der Schwendener'sche Erklärungsversuch aus den Verdickungen heraus völlig.

Unsere ziemlich ausgedehnten Untersuchungen ergaben unverkennbar bei allen Objekten eine völlig deutlich erkennbare Radiomicellierung der Schließzellen. Wir heben besonders hervor: *Tropaeolum majus*, *Fuchsia*, *Chrysosplenium*, *Saxifraga aizoon*, *S. rotundifolia*, *Menyanthes trifoliata*, *Peplis*, *Limosella*, *Callitriche* und die schon oben abgehandelten Gramineen. Dasselbe gilt von den Saftventilen der Nektarien von Umbelliferen (*Heracleum*, *Pastinaca*, *Daucus* u. a. m.), von *Acer*-Arten und nicht zuletzt von den extranuptionalen Nektarien von *Pteridium aquilinum*. Ueber die Morphologie aller dieser Organe wollen wir keine besondere Abhandlung schreiben, sondern auf die Literatur (99) verweisen. Wir sehen also, daß bei den Hydathoden ohne Zweifel die Radiomicellierung als einziges Hilfsmittel zur Erklärung des Aufgehens und auch der Oeffnungs- und Schließbewegung infolge Turgorschwankung in Frage kommt.

Es kann natürlich nicht in dieser Schrift die eingehende Behandlung der rudimentären Stomata, die besonders Porsch (35) so gründlich beschreibt, in Frage kommen. Wir haben eine ganze Reihe von Fällen behandelt. Hierbei waren uns vornehmlich solche sehr willkommen, bei denen man durch die bestimmte Art der Verteilungen die Orte der rudimentären Stomata besonders gut verfolgen konnte, wie etwa bei den *Crassulaceae* und ähnlichen. Immer hat sich dabei der Satz bewährt, daß die Radiomicellierung erst dann erfolgt, wenn sich die beiden Schließzellen zum Bilden des Spaltes anschicken. Auch wenn

dieser nur rudimentär angedeutet war, war eine Radiomicellierung, und sei es nur in der Nähe des Spaltes selber, zu finden.

Von weiteren Eigentümlichkeiten der Hydathoden wie auch der anderen Spaltöffnungsrudimente, möchten wir verzerrte Formen *(Pistia)*, Doppelstomata und gegenseitiges Berühren der Hydathoden erwähnen *(Thalictrum minus, Campanula, Geum rivale, Solanum Dulcamara* (96). Alle solche von uns nachuntersuchten Vorkommen ergaben immer eine Rodiomicellierung der Schließzellen. Selbst der Antagonismus der Nebenzellen ließ sich in einer ganzen Anzahl von Beispielen sicher nachweisen *(Gramineae, Fuchsia, Saxifraga rotundifolia, Tropaeolum)*. Der Fall liegt aber sehr oft so, daß die Wandungen dermaßen dünn sind, daß sich der vielleicht vorhandene Antagonismus nicht am Farbumschlag erkennen läßt.

Wie wir schon oben ausführten, ist das Außenhorn meist sehr zurückgebildet, ja kann sogar völlig fehlen; das Innenhorn fehlt immer. Daß bei der leichten Benetzbarkeit der nicht mit Kutin ausgekleideten Atemhöhle usw. auch Wasser durch die Hydathoden eingesaugt werden kann (96), wird uns nicht verwundern. Schon diese Reduktionen bezeugen, daß die Hydathode weiter nichts ist, als eine nachträglich angelegte Oeffnung der Haut. Es ist daher verständlich, daß wir oft ein baldiges Absterben unter Verbräunen antreffen. Dieses, mitunter sogar schon vor der Ausbildung der Hydathoden selbst erscheinende Absterben ist von einer Reihe von Autoren bezeugt (94, 95, 96). Bei den Apikalöffnungen z. B. bei *Scheuchzeria*, finden wir solche Wassersporen, die gar keine Hydathoden haben und hatten. Hierbei kann die Wasserabscheidung durch die Kutikula selbst erfolgen. Ob da nun eine besonders durchlässige Kutikula vorliegt, oder ob diese Poren besitzt (94, 96), das festzustellen gehört nicht in diese Arbeit. Es gibt sogar stomatäre Hydathoden, bei denen die Kutikula erhalten bleibt, und durch die die Wasserabscheidung erfolgt (93). Es sind uns ja z. B. in den Blasen von *Utricularia* oder in den Endospermen der Gramineen solche durchlässige Korksubstanzen bekannt, für die wir den Namen *Endodermin* vorgeschlagen haben.

Wir haben nunmehr das gesamte Gebiet der Spaltöffnungen im Lichte der Micellierung an uns vorbeiziehen lassen. Es dürfte erlaubt sein, die Hauptergebnisse so kurz wie möglich zusammenzufassen.

Zusammenfassung.

Der Ausgangspunkt der als ein Teilstück einer groß angelegten Sammelarbeit (die schon in den Versuchen fertig ist) gedachten Arbeit ist der Satz, daß die Dehnbarkeit und Ueberdehnbarkeit der Membranen senkrecht zur größten Micell-Achse am größten ist. In diesem Teil der Arbeit wird dieser Satz auf die Spaltöffnungen angewandt. Zunächst wurde der Satz durch Ziehversuche, besser noch durch Turgordehnung wachsender Organe beim Wässern unterbaut.

Der erste Teil der Arbeit ist daher völlig physiologischer Natur. Die Radio-Micellierung der Schließzellen ist der Schlüsselpunkt der Oeffnungs- und Schließbewegung der Spaltöffnungen. Abgesehen

von sogenannten echten Archetypen finden wir daneben noch eine antagonistische Micellierung der Nebenzellen.

Diese Horizontal-Komponente der Bewegung ist bei einer ganzen Reihe von Spaltöffnungen, besonders bei solchen ohne jegliche Wandverdickung, die allein wirksame. Daneben soll aber nicht die Vertikalkomponente nach Schwendener geleugnet werden. Sie findet gegen die Micellierung statt. Alle nur erdenklichen Modifikationen des Normalfalles, wie der Typ von *Helleborus*, der *Gramineae*, der *Cyperaceae, Coniferae, Cycadales, Equisetum, Genisteae*, Akazien, *Quercus ilex, Casuarina* u. a. m. wurden untersucht und obiger Satz bestätigt gefunden, sodaß man alles das auch umgekehrt als Beweis für die Richtigkeit der Dehnungsregel der Micellierung benützen kann. Ja sogar das Aufgehen der Spalten und viele Eigenheiten der Wandanlage *(Sempervivum)* lassen sich aus der Micellierung verstehen.

Es ist aber zweitens möglich, mit Hilfe der Micellierung auch scheinbar ganz ähnliche Spaltöffnungstypen als konvergente Bildungen auseinander zu halten. So ist das Mittelstück der verdickten Spaltöffnungen von *Coniferae* und *Gramineae* längs zum Spalt, das mancher *Juncaceae*, der *Cyperaceae*, *Ginkgoaceae* und *Cycadaceae* radial micelliert. Das bezeugt nun wieder die Unrichtigkeit der phylogenetischen Verkettung, z. B. der *Cycadales* und *Ginkgoales* mit den *Coniferales*, der *Gramineae* mit den *Cyperaceae* und *Juncaceae*. Auch der genaue Bau von *Casuarina* ist wesentlich anders als der der *Coniferales* und gerade die Keimblätter bezeugen die Ableitung von *Casuarina* aus Dikotylen.

Die normalen Dikotylen und die Ueberzahl der Monokotylen sind im Bau der Stomata den *Anthocerotales*, der tiefsten Gruppe mit echten Stomata, ähnlicher als die auch in dieser Hinsicht abgeleiteten *Coniferales*. Des weiteren muß scharf zwischen dem echten Archetyp etwa von *Anthoceros*, den *Lycopodiaceae* und *Selaginellaceae* und den falschen Archetypen, z. B. der Farne, unterschieden werden. Der erstere hat keine antagonistisch micellaten Nebenzellen, der falsche dagegen sehr deutlich.

Es wurde versucht, die Farne wie die *Cycadales* und *Ginkgoales* aus dem marattioiden Typ der niederen Farne abzuleiten, der schon ein Hantel-Lumen besitzt. Die meisten Laubmoose stellen reduzierte Archetypen dar. Hinsichtlich der anderen Komplikationen wie *Casuarina, Equisetum, Psilotum, Genisteae, Bromeliaceae* usw. muß auf den Text verwiesen werden.

Drittens der Schwimmblatt-Typus (Haberlandt) mit seinen großen Außenhörnern erklärt sich durch die schwere Benetzbarkeit der lipoiden Korksubstanzen durch hydrophile Flüssigkeiten, die nicht eindringen. Echte lipoidophile und dipol-lipoide Flüssigkeiten benetzen leicht, und zwar umso besser, je mehr sie erstere Eigenschaft besitzen.

Viertens wurden die Gedanken des Schutzes der Schließzellen durch die mechanischen Eigenschaften der Umgebung von Benecke und Westermeyer geäußert, bestätigt und erweitert.

Das Ganze ist eine Vorarbeit für die Monographie der Bewegungs- und Wachstumsmechanismen.

Literaturverzeichnis.

1. H. v. Mohl: Welche Ursachen bewirken d. Erweiterung u. Verengung d. Spaltöffnungen? (Bot. Zeitung 1856). — Schwendener: Ueber Bau u. Mechanik d. Spaltöffnungen. (Mon. Ber. d. Akad. d. Wiss. Berlin, 14. Juli 1881). — 2. C. Müller: Anat. u. Mechanik d. Spaltöffnungen. (Pringsh. Jahrb. 1872, 8, 75. — 3. Haberlandt: Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Aufl. 1909, Leipzig. — 4. Fitting: Morphologie (im Bonner Lehrbuch) 1928, 7. Aufl., Jena. — 5. v. Mohl: siehe 1, pag. 697. — 6. Leitgeb: Beitr. zur Phys. d. Spaltöffnungsapparate. (Mitt. aus d. Bot. Inst. Graz 1888, 4, 123). — 7. Schäfer: Ueber den Einfluß d. Turgors d. Epidermiszellen auf d. Funktion des Spaltöffnungsapparates (Pringsh. Jahrb. 1888, 19, 188 usf.). — 8. v. Guttenberg: Die Bewegungsgewebe (Linsbauers Handbuch d. Pflanzenanatomie), I. Abt., 2. T., Histologie Bd. V, S. 158—165, Berlin 1926). — 9. E. Schulz Beitr. z. phys. u. phyl. Anatomie d. *Bromeliaceae*. (Mez. Archiv 1930, 29). 10. Kraus: Ein Beitr. z. Kenntnis d. Anatomie u. Physiologie d. Pteridophyten-Spaltöff. (Jahrber. d. fürstbisch. Gymn. Graz 1914). — 11. Steinbrinck: Zum Feinbau u. zur Physik nat. Zellulosefasern. (Die Naturwissenschaften, 1927, Heft 50, S. 978). — Zur Phys. d. nat. Zellulosefasern. (Technologie d. Textilfasern, Berlin, Bd. VI, 19, 30). — 12. Sonntag: Die duktilen Pflanzenfasern, d. Bau ihrer mech. Zellen u. d. etwaigen Ursachen der Duktilität. (Flora 1909, 99, 204 usf.). — 13. Robinson: The microscopic features of mechanical strains in tumber and the bearing of these in the structure of the cell-walls in plants. (Phil. Trans. R. Soc. London 1920, 200, 49—84). — 14. Pfeffer: Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873. — 15. W. J. Schmidt: Submikroscop. Bau. (Handwörterb. d. Natwiss., II. Aufl., Jena V, 167—78). — 15a. Söding H.: Wachstum d. Pflanzen. (Das. 1935, Bd. 10, 341). — 16. Nägeli: Die Micellartheorie. Herausgegeb. von Frey. Ostwalds Klassiker 1928, Leipzig. — 17. E G Pringsheim: Pflanzenphysiologische Uebungen, Leipzig 1931. — 18. Ambronn: Ueber den Pleochroismus pflanzlicher Zellmembranen. (Ann. d. Phys. u. Chemie, 1888). — 18a. Ambronn-Frey: Das Polarisationsmikroskop, Leipzig 1926. — 18b. Glage: Funktion und Oeffnungsmechanismus der Hülsen von *Lathyrus niger* (Mez. Archiv 1934, 36, 1). — 18c. Ziegenspeck: Analyse des belebten Kohäsionsmechanismus der Wasserspeicher in den Bromeliaceenblättern (Mez. Archiv, 1925, 37). — 18d. Frey-Wyssling: Ueber den optischen Nachweis der Turgorstreckung. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1936, 54, 445). 19. Benecke-Jost: Pflanzenphysiologie. 1924, 4. Aufl. Jena. — 20. Ziegenspeck: *Orchidaceae*, in: Kirchner-Löw-Schroeter. — 21. E. G. Pringsheim: Untersuchungen über Turgordehnung u. Membranbeschaffenheit. (Pringsh. Jahrbücher 1931, 74, Heft 4/5, 789). 21a. Oppenheimer: Dehnbarkeit und Turgordehnung d. Zellmembran. (Ber. der D. Bot. Ges. 1930, 48). — 21b. Ziegenspeck: Referat über Ursprung. Blum. (Bot. Echo 1925, S. 9). — 21c. Söding: Wachstum und Wanddehnbarkeit bei den Haferkoleoptilen. (Pringsh. Jahrb. 1931, 74, Heft 1). — 21d. Went: Réc. Trav. Bot. néerland 1928, 25. — 22. Weber: Harnstoffpermeabilität ungleich alter Stomatazellen (Protoplasma 1931, Bd. 11, 1). — 23. K. Otte: Die Wuchsstoffe im Leben der höheren Pflanze. (Die Wissenschaft 89, Braunschweig 1937). — 23a. G. Bonner: Zum Mechanismus der Zellstreckung auf Grund der Micellarlehre. (Pringsh. Jahrb. 1935, 82, 377). 24. E. Schulz: Beitr. zur phys. und phyl. Anat. d. veget. Organe d. *Bromeliaceae* (Mez. Archiv 1930, 29, 122). — 25. Benecke: Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. (Bot. Ztg. 1892). — 25a. Westermeyer Beitr. z. Kenntnis d. mech. Gewebesystemes II. (Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1881). — 25b. Derselbe: Ueber Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate. (Festschr. Schwendener 1899). — 26. Hermann: Marantaceengelenke. Diss Jena 1914. — 27. Schellenberg: Die systematische Gliederung der Gramineen (Mez. Arch., I. Bd. 1922, 257—260) — 27a. The Phylogenie of the Grasses. (The plants World XV, 1912). — 27b. Bessey: The Phylogenie of the Grasses. (Ann. Michigan. Ac. Sc. 19, 1917). 28. Baillon: Histoire des Plantes. XII, S. 191. — 29. Beyer: Tropfenbildung in d. Schließzellen von *Tradescantia zebrina*. (Mez. Arch. 1929, 26). — 30. Ankermann: Phylogenie der Monokotyledonen. (Mez. Archiv 1927, 19, 78). 31. Schwendener: Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. (Sitz b. d. Berl. Ac. d. Wissensch. phys. math. Kl. 1889, VI). — 32. Volkart: Gramineen in: Kirchner-Löw-Schröter. — 33. Pfitzer: Beitr.

z. Kenntn. der Hautgewebe d. Pflanzen. (Pringsh. Jahrb. 7, 1869/70, 532). — 34. Holzner u. Lermer: Beitrag z. Kenntn. d. Gerste. München 1888. — 35. Porsch: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte d. Phylogenie. Jena 1905. — 36. Frey: Pringsh. Jahrb. 1926, 65. (Naturwissenschaften 1927, 15, S. 760). — 36a. Ziegenspeck: Zur Theorie der Bewegungs- und Wachstumsmechanismen. (Mez. Archiv 1928, 21). — 37. Baillon: Histoire des Plantes XII, S. 350. — 38. Wettstein: Handbuch der systematischen Botanik 1924, III. Aufl., Leipzig, Wien. — 39. Schwendener: Quellung und Doppelbrechung veget. Membranen. Ges. Arb. 1898. — 40. Mark-Meyer: Aufbau d. polymeren Naturstoffe 1930, Leipzig. — 41. Ziegenspeck: Neues über die Quellung der Geraniumgranne. (Mez. Archiv 1932, 34, siehe auch Bromeliaceae Nr. 18). — 42. Kraus: Ueber den Bau d. Cycadaceen-Fieder. (Pringsh. Jahrb. 1866, 4). — 43. Makert: Beitr. z. Kenntn. d. Anat. d. Laubblätter d. Coniferen mit bes. Ber. d. Spaltöffnungsapparates. (Bot. Centrbl. 1885, 26). — 44. Klemm: Ueber d. Bau d. beblätterten Zweige d. *Cupressaceae*. (Pringsh. Jahrb. 1886, 17). — 45. Tschirch: Ueber einige Bez. d. anat. Baues d. Assimilationsorgane zu Klima u. Standort mit bes. Ber. d. Spaltöffnungsapparates. (Linnaea, N. Folge 1881, IX). — 46. Copeland: The mechanisme of stomata. (Ann. of Bot. 1902, 16). — 47. Riebner: Ueber Bau u. Funktion d. Spaltöffnungsapparate b. d. *Equisetaceae* u. *Lycopodineae*. (Arch. f. wiss. Bot. 1925 I, Heft 2). — 48. Mischke: Coniferen. (Mez. Archiv 1925, 11, 104—145). — 49. Ziegenspeck: Die Nadeln der erwachsenen u. keimenden Coniferen. (Mez. Arch. 1929, 26, S. 257. — 48a. Wettstein: siehe 38. — Seward and Seford: The *Araucariaceae*. (Phil. Trans. R. Soc. London 1906, Ser. B, 197. — 50. Goebel: Organographie d. Pflanzen 1930, 3. Aufl., 2. Band. — 51. Kuhlbrodt: Phylogenetische Entwicklung d. Spaltöffnungen d. Moose. (Haberlandt, Beitr. z. allg. Bot. 1922, III, 4). — 52. Campbell: Mosses and Ferns 1905, 2ed. — 52a. Ders.: Struct. a. developp. of mosses and ferns 1897. — 53. Mielinski: Phyl. d. Bryoph. m. bes Ber. d. *Hepaticae* (Mez. Arch. 1926, XVI., 118). — 58. Orth: Vergleichende Unters. über die Luftkammerentwicklung d. *Marchantiaceae* (Flora 1929, 124). — 55. Kamerling: Z. Biol. und Phys. d. *Marchantiaceae*. (Flora 1897, Erg.-Bd. 84). — 56. Kraus: siehe 10. — 57. Wilkoewitsch: Ueber d. Serologie u. Morph. d. Farnastes. (Mez. Arch. 1929, 23). — 57a. Ziegenspeck: Der serologische Stammbaum und d. Phytopalaeontologie. (Mez. Arch. 1925, 9). — 57b. Kräusel: Neuere Unters. z. palaeont. Flora. (Ber. d. D. Bot. Ges. 1936, 54, Heft 5). — 57c. Gothan: Lehrb. d. Palaeobotanik. 1925. — 58. Strasburger: Bot. Praktikum. 1902, 4. Aufl., S. 177. — 59. Rudolf: Epidermis und epiderm. Transpiration. (Mez. Arch. 1925, 9, 49—94). — 60. Haberlandt: Zur Kenntnis d. Spaltöffnungsapparates II. Die Sp. d. Schwimmpflanz. (Flora 1887). — 61. Ziegenspeck: Was bedingt die Schwimmfähigkeit der Samen? (Mez. Arch. 1935, 37). — Derselbe: Die phys. Chemie d. schwer benetzb. Sporen und sägespanförmigen Samen. (Biologia gen. 1934, X). — 62. Pohl: Oelüberzüge. (Pringsh. Jahrb. 1929, 70). — 63. Kerner: Pflanzenleben. 1890, I. Band. — 64. Neumann-Reichert: (Beitr. z. allgemeinen Botanik 1918). — 65. Grenda: Ueber d. system. Stellung d. *Isoëtaceae* (Mez. Arch. 1926, 16, 268—290). — 66. Luerssen: Ueber die Spaltöffn. von *Kaulfussia* (Bot. Ztg. 1873). — 67. Farmer and Freman: The structure and affinities of *Helminthostachis zeylanica* (Ann. of Bot. 1899, XIII). — 68. Kaufmann: Anat. u. Phys. der Spaltöffn. mit verh. Schließzellmembranen. (Planta 1927, 3, 1. H.). — 69. Stahl: Einige Vers. über d. Transp. u. Assimilation. (Bot. Ztg. 1894. 52). — 69a. Ders.: Zur Phys. und Biol. d. Excrete. (Flora 1919, XI, H. 1). — 70. Axel-Vringe: Beitrag ti Kännedomen om ormbrunk Bladbyggnad. Lund. 1889. — 71. Hirmer: Handb. d. Palaeobotanik. 1927. — 72. Linsbauer: Handb. d. Pflanzenanatomie. (Die Epidermis 1930, Bd V). — 73. Derselbe: Zur Verbr. der Lignins bei Gefäßkryptogamen (Oest. bot. Zeitschr. 1899, 317). — 74. Lotsy: Botanische Stammesgeschichte. 1909, II. Band. — 75. Conradi: Das System der Farne. (Mez. Arch. XIV). — 76. Strasburger: Ein Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Spaltöffn. (Pringsh. Jahrb. 1866—67, Bd. V.). — Haberlandt: Entwicklungsphys. der Spaltöffn. (Ak. d. Wiss., Berlin 1925). — 77. Strasburger: Ueber Azolla. Jena 1873. — 78. Neger: Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1913. — 79. Rudolf: Epidermis u. epid. Transpiration. (Mez. Arch. 1925, 9, 49—94). — 80. Solereder: Systematische Anatomie d. Dikotyledonen. 1899. — 81. Roeder: Phylogenie des Rosalesastes. (Mez. Arch. 29, Heft 3/4). — 82. Wassermann: Beitr.

z. Kenntn. d. Morph. d. Spaltöffn. (Mez. Arch. 1924, V, S. 26). — 83. Metzler: Anatomie Blattsukkulenter Pflanzen. (Mez. Arch. 1924, VI, 50—83). — 84. Schröter: Das Pflanzenleben d. Alpen. Zürich 1926. — 85. Huber, D.: Beurt. d. Wasserhaushaltes d. Pfl. (Pringsh. Jahrb. 1924, 64). — 86. Fellerer: Beitr. z. Anat. u. Syst. d. *Begoniaceae*. Diss. München 1892. — 87. Helming: Ueber die Verholzung d. Schließzellmembranen. (Ber. d. D. bot. Ges. 1925, 43). — 88. v. Guttenberg: Anatom. phys. Unters. ü. d. immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. (Engl. Jahrb. 1907, 38). — 89. Heilbronn: D. Spaltöffn. v. *Camellia japonica*. Bau und Funktion. (Ber. d. D. bot. Ges. 1916, 34, 22). — 90. Renner: Flora 1910. (Beih. z. bot. Centrbl. 1910). — 91. Porsch: D. Spaltöffnungsapparat v. *Casuarina* und seine phyl. Bedeut. (Oest. bot. Zeitschr. 1904, 1—2). 92. Karsten: Höhere Pflanzen (in Straßburger Lehrb. d. Bot. 1928. — Ziegenspeck: Kritisches u. Strittiges. (Mez. Arch. 1926, 16, 218—268). — Bitzek: D. Centrospermenast d. Dik. (Mez. Arch. 1928, 22). — Ziegenspeck: Haploidgeneration. (Mez. Arch. 1927, 17, 212—312). — Göbel: Organographie. 2. Aufl. 3. Bd. — 93. Tswett: Rech. anat. sur l. hydathides des Lobeliacées. (Rév. gén. d. Bot. 1907, 19). — 94. Haberlandt: Anat. phys. Unters. ü. d. tropische Laubblatt. (Ak. d. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. 104. — 95. Borodin: Ueber d. Bau d. Blattspitze einiger Wasserpflz. (Bot. Zeit. 1870, 28). — Askenasy: Bot. Zeitg. 1870, 28. — 96. Minden: Beitr. z. anat. u. phys. Kenntn. wassersezernierender Organe. (Diss. Bonn. 1898). — 97. Volkens: Jahrb. d. kgl. bot. Gartens Berlin. 1883. — 98. Nestler: Krit. Unters. ü. d. sogen. Wasserspalten. (Nov. act. d. Ksl. Leop. Carol. D. Akad. d. Naturf. 1894, 64. — 99. Schönichen: Mikr. Prakt. d. Blütenbiologie. Leipzig 1922. — Behrens: D. Nekt. d. Blüten. (Flora. 1879, 52). — Kirchner: Blumen u Insekten 1911. Leipzig-Berlin. — 100. Ziegenspeck: Die Micellierung der Turgescens und Wachstumsmechanismen. Teil I: Spaltöffnungen mit phylogenetischen Ausblicken. 1. Abschnitt (Mez. Archiv 1938, 39, 268—306). 2. Abschnitt (Mez. Archiv 1939, 39, 332—372). Teil II: Blattgelenke Biologia generalis 1938, XIV, 266—283. Teil III: Die Blütenkörbchen von *Taraxacum*, Anthere der Tulpe, Blätter, *Drosera*-Tentakeln. (Biol. gen. 1939, XIV, 508—541). — Ders.: Differenzierungserscheinungen d. Einzelzelle. (Protoplasma 1939, XXXII, 342—365). — 101. Ogura: Anatomie der Veg. Org. d. Pteridophyten. (Linsbauers Handbuch Berlin, 1938, 36).

Benützt, wenn auch nicht namentlich im Texte aufgeführt wurden: Heyn: Der Mechanismus der Zellstreckung. (Rec. trav. bot. néerl. 1931, 28, 113). Further investigations on the mechanism of Cellelongation. Protoplasma 1933, 19, 78. I. The load extension relationship. Weitere Untersuchungen über den Mechanismus der Zellstreckung u. d. Eigenschaften der Zellmembran. II. Röntgendiagramm v. jungen wachsenden Zellwänden u. parenchymatischen Geweben. Protoplasma 1934, 21, 299. Weitere Untersuchungen: III. Die Aenderungen der Plastizität der Zellwand bei verschiedenen Organen. (Pringsh. Jahrb. 1934, 79, 753). — Overbeck: Beiträge zur Kenntnis der Zellstreckung (Zeitschr. f. Bot. 1934, 27, 129). — Söding: Ueber das Streckungswachstum d. Zellwand. (Ber. d. D. bot. Ges. 1932, 50, 117). — Ueber das Wachstum der Inflorescenzschäfte. (Pringsh Jahrb. 1932, 77, 627). — Ziegenspeck: Das Amyloid jugendlicher Organe. (Ber. d. D. bot. Ges. 1920, 38, 328).

Abstract.

The starting point of this work which is intended to be part of a greater collective work, (already complete in the trials), is the sentence that the extensibility or over-extensibility of the membrane is the greatest vertically to the largest micell-axis. This sentence has been applied to the stomates in this part of the work. At first the sentence has been founded on pulling trials or even better on turgor-extension of growing organs in watering.

The first part of the publication, therefore, is absolutely physiological. The radio-micellation of the guard cells is the key to the opening- and shutting-movement of the stomates. Let aside the so called real archetypes, we find also an antagonistical micellation of the parastiches besides. This horizontal componente of the movement is the solely one in a whole line of stomates, especially in those without any thickening of the wall. Beside it the vertical componente, according to Schwendener, shall not be denied. It happens against the micellation. All possible modifications of the normal case, as the type of *Helleborus*, the *Gramineae*, the *Cyperaceae*, *Coniferae*, *Cycadales*, *Equisetum*, *Genisteae*, *Acacia*, *Quercus ilex*, *Casuarina*, and others have been examined, and the sentence has been found confirmed, so that all this might also reversely be uted as a proof for the correctness of the extension-rule of the micellation. Even the opening of the stomates and many peculiarities of the character of the wall *(Sempervivum)* can be only understood by the micellation.

By aid of the micellation it is secondly possible to discriminate between appearently quite similar types of stomates as convergent formations. So is the middle part of the thickened stomates of *Coniferae* and *Gramineae* along the splitting, while that of some *Juncaceae*, of the *Cyperaceae*, *Ginkgoaceae*, and *Cycadaceae* is radially micelled. This again shows the incorrectness of the phylogenetical chaine, e. g. of the *Cycadales* and *Ginkgoales* with the *Coniferales*, the *Gramineae* with the *Cyperaceae* and *Juncaceae*. Also the exact structure of *Casuarina* is escentially different from that of the *Coniferales*, and just the cotyledons prove the derivation of *Casuarina* from *Dicotylae*.

The normal *Dicotyles* and the surplus number of the *Monoctylae* are, as to the structure of the stomates more similar to the *Anthocerotales*, the lowest group with real stomata, than the *Coniferales*, also derived in this respect. It must be further distinctly differenced between the real Archetype, as in *Anthoceros*, the *Lycopodiaceae* and *Selaginellaceae* and the wrong Archetypes i. e. the Ferns. The former has no antagonistical micellate parastiches, the wrong one, however, very distinctly.

It has been tried to derive the Ferns, as the *Cycadales* and *Ginkgoales* from the marattoidous type of the lower ferns which already possess a Hantel-lumen. Most of the *Musci* are representing reduced Archetypes. As to the other complications like *Casuarina*, *Equisetum*, *Psilotum*, *Genisteae*, *Bromeliaceae* etc., it must be refered to the text.

Thirdly, the floating-leaf type (Haberlandt) with its large outer horns is explained by the difficulty to moisten the lippoidous cork-substances by hidroidous liquids as they do not penetrate. Real lipoidophilous and dipol-lipoidous liquids are more easily absorbed, and the better, the more they possess the former property.

Fourthly, the opinions about the protection of the guard cells by the mechanical properties of the environs, expressed by Benecke and Westermeyer have been confirmed and enlarged.

The whole is a preliminary work for the monography of the movement and growth mechanisme.

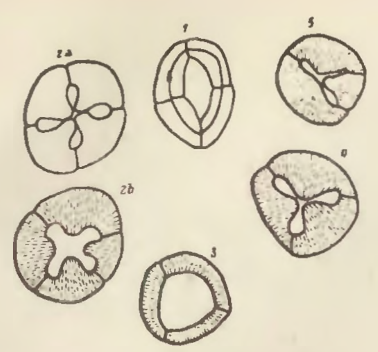


Fig. 1.
Schließzellen
von *Preissia* mit Micellierung.
1. obere Kanalöffnung;
2a. geschlossene,
2b. offene vierzellige Atemöffnung;
3. u. 4. dreizellige,
5. fast zweizellige Atemöffnung.

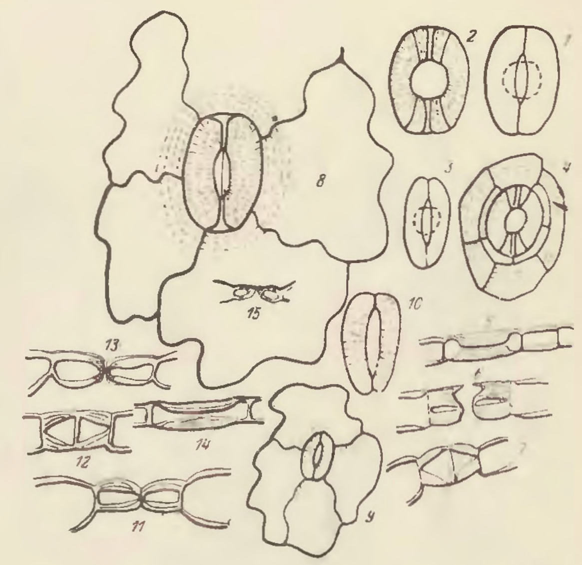


Fig. 4 *Marattiaceae.*
1. *Marattia,* Außenöffnung, Spalt punktiert. - 2. *M.,* Flächenansicht mit Micellierung. - 3. *Angiopteris,* Außenöffnung, Spalt punktiert. - 4. *Ang.,* Flächenansicht mit Micellierung. - 5. *Marattia,* Längsschnitt. - 6. *M.,* median quer. - 7. Endblase quer. - 8. *Todea rivularis,* Fläche. - 9. *Osmunda regalis,* Fläche. - 10. Schließzellen mit kurzer, gemeinsamer Wand. - 11. *O. r.,* quer median. - 12. Endblase. - 13. Verholzung (nach Kaufmann). - 14. Längsschnitt. - 15. Verholzung (nach Viege) von *Todea barbara.*

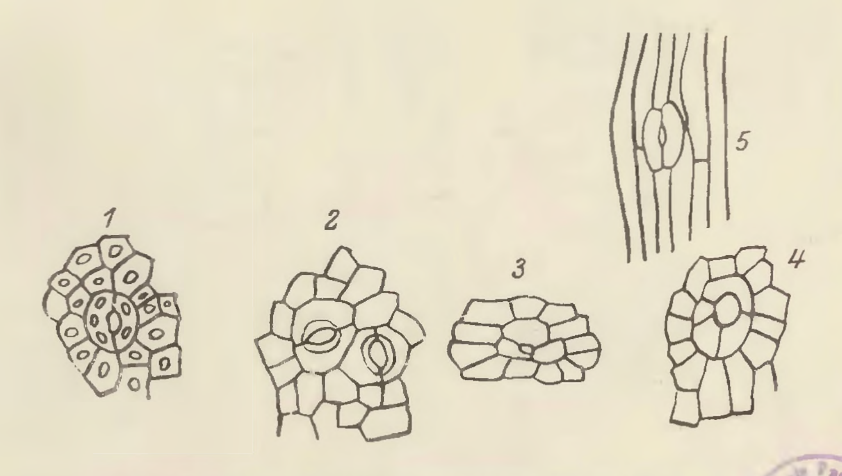
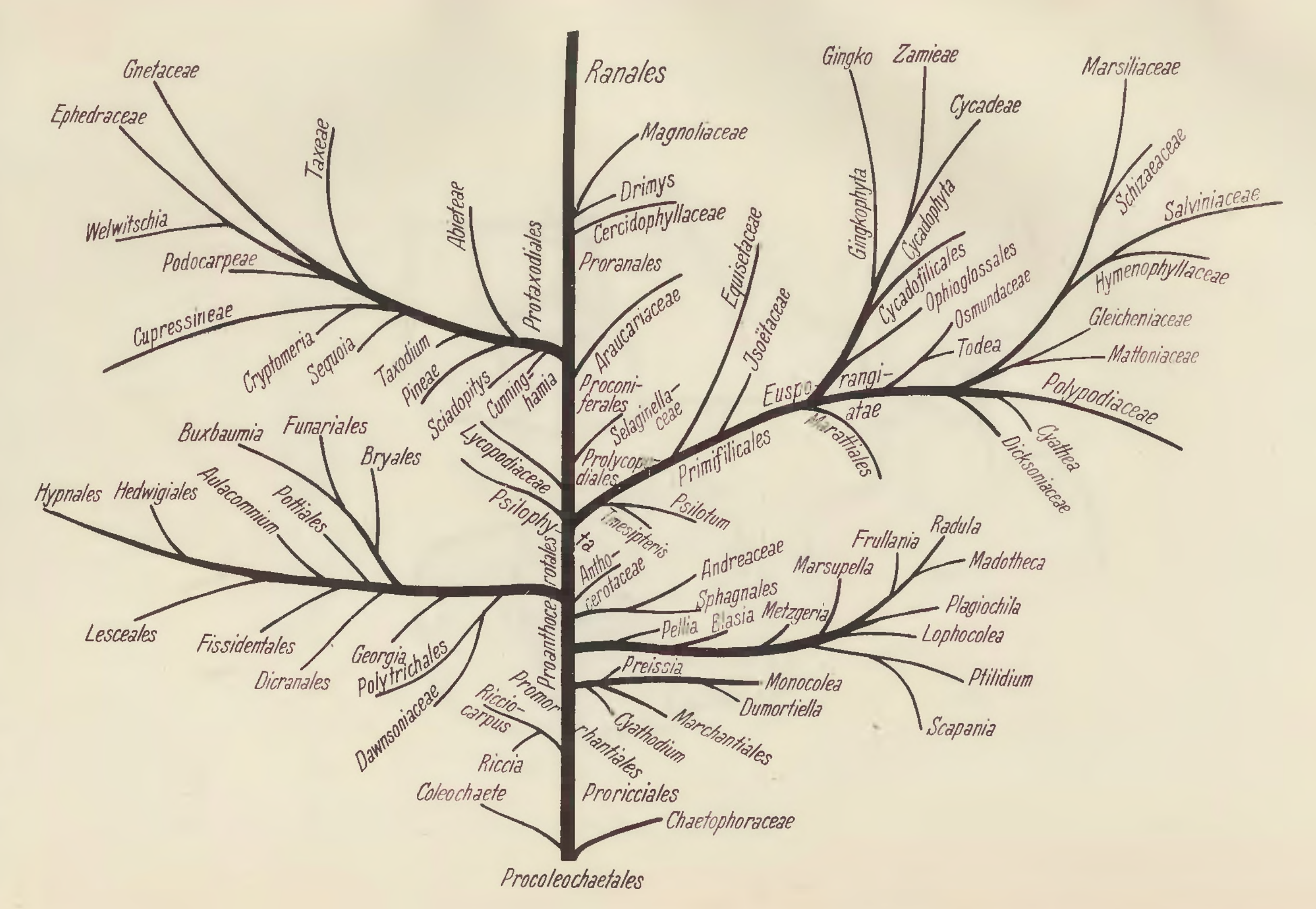
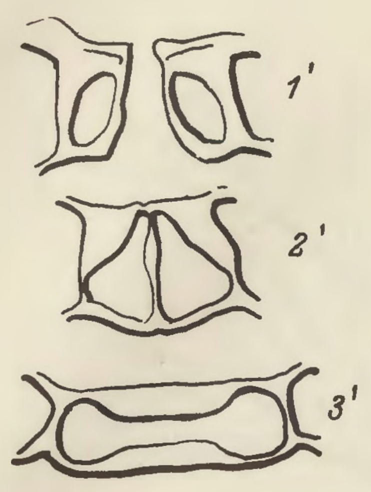


Fig. 2. Stomata von *Anthocerotaceae* (nach Goebel):
1. *Dendroceros:* Unterseite des Thallus.
2. *Anthoceros:* vom Thallus.
3. Stoma mit „geteilter“ Zelle.
4. Mehrzelliges Stoma von *Anthoceros.*
5. Normales Stoma vom Sporogon von *Anthoceros.*

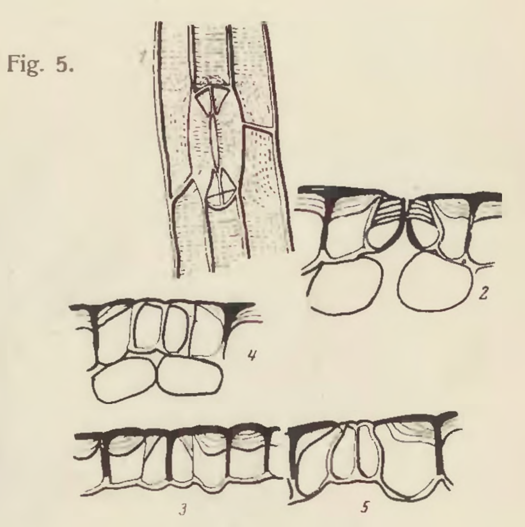


Stammbaum der Archegoniaten und Coniferen nach Mez - Ziegenspeck im Botan. Archiv.

Fedde, Rep. Beih. CXXIII, tab. II.



Ophioglossum pendulum.
1'. medianer, 2'. apicaler Querschnitt.
3'. *Osmunda Claytonia*,
Längsschnitt (nach Copeland).



Psilotum 1.—5.

Fig. 6

Gleichenia linearis: 1. Flächenansicht, rechts Micelierung, links Verholzung schraffiert. 2. Stoma von unten. - 3. Querschnitt median. - 4. Längsschnitt.

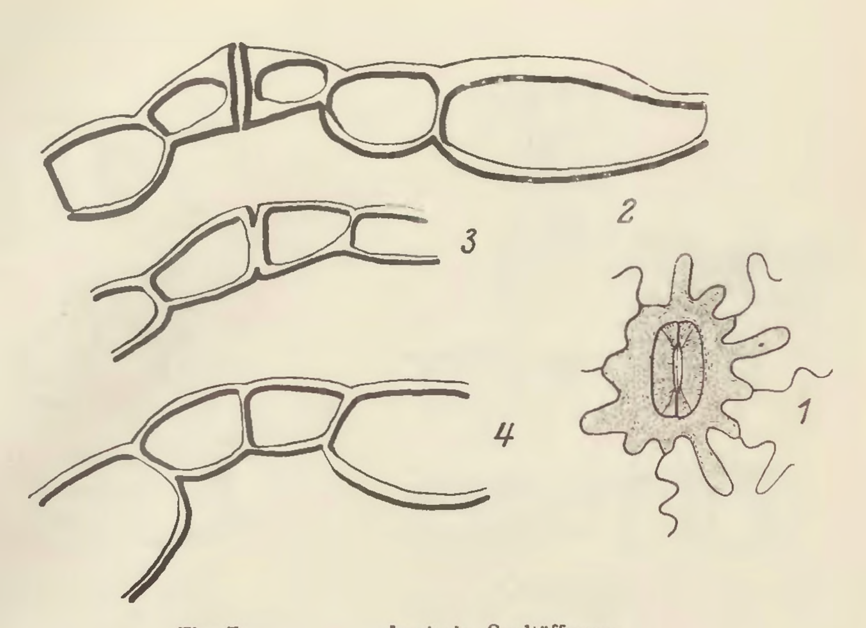


Fig. 7. *Aneimia*, Spaltöffnung.
1. Von der Fläche. - 2. Querschnitt median. - 3. Ende des Spaltes. - 4. Apicaler Querschnitt

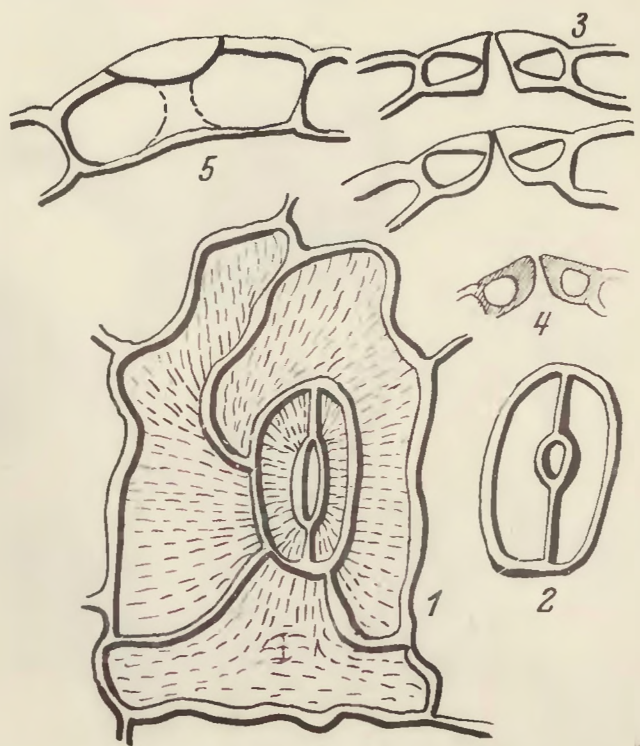


Fig. 8.

Dicksonia antarctica.
1. Flächenansicht, starke Verdickung, Antagonismus fehlt; obere Einstellung. - 2. tiefe Einstellung. - 3. Querschnitte. - 4. Verholzung allseitig. - 5. Längsschnitt.

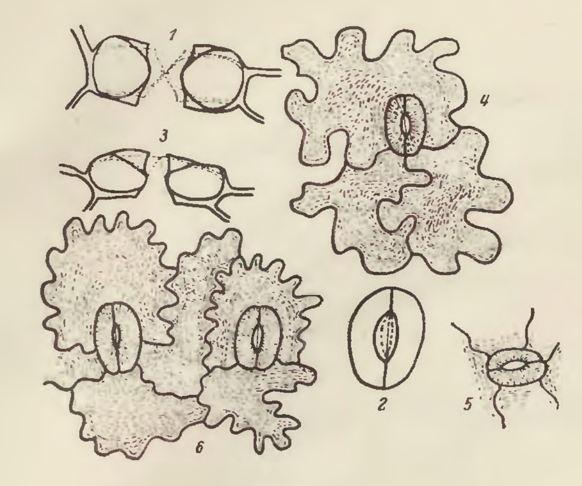


Fig. 9.

Polypodiaceae.

1. *Adiantum Capillus Veneris*, Querschnitt. - 2. Flächenansicht. - 3. *Diplazium celtiforme*, Querschnitt. - 4—6. *Aspidium Filix mas*, Stomata mit Nebenzellen.

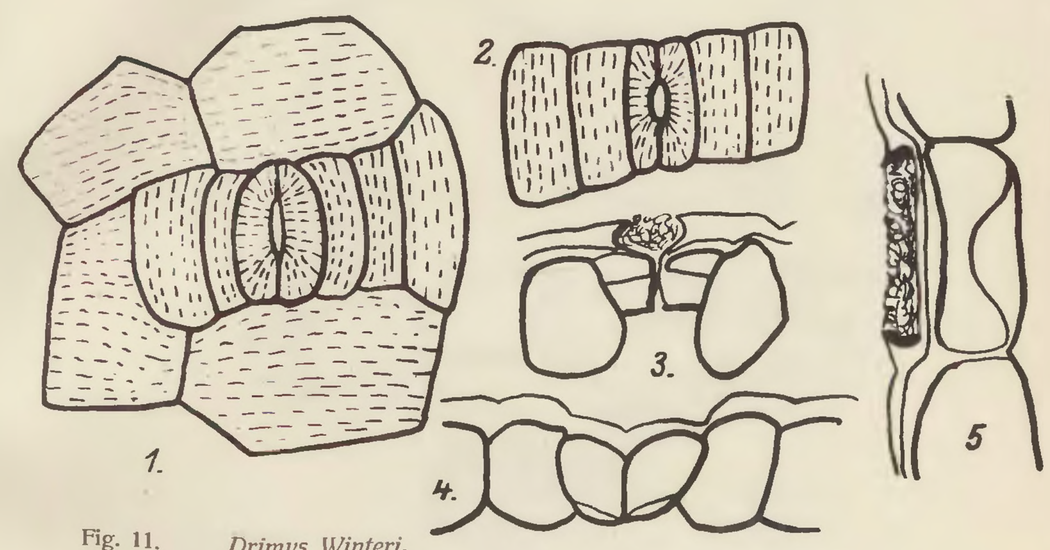


Fig. 11. *Drimys Winteri.*

1. Flächenansicht oben; - 2. Flächenansicht innen; - 3. Querschnitt median; - 4. Querschnitt apical; - 5. Längsschnitt.

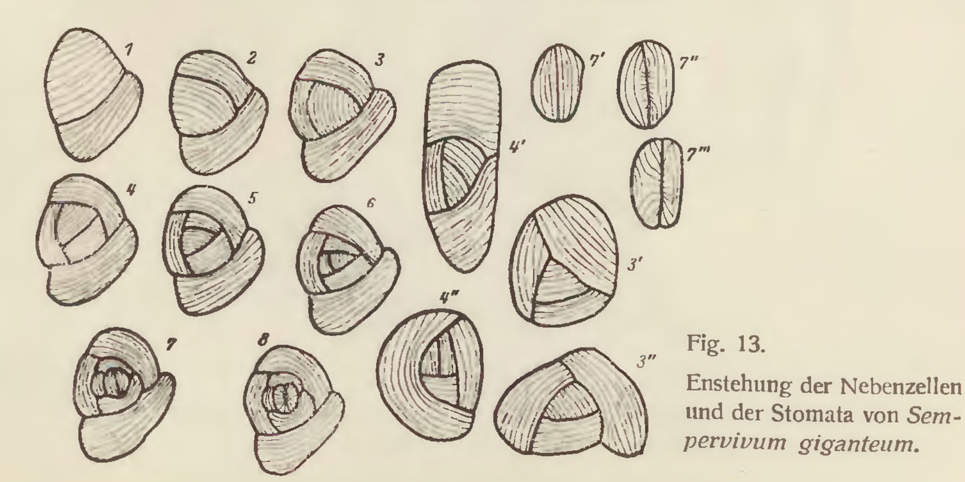


Fig. 13.

Enstehung der Nebenzellen und der Stomata von *Sempervivum giganteum.*

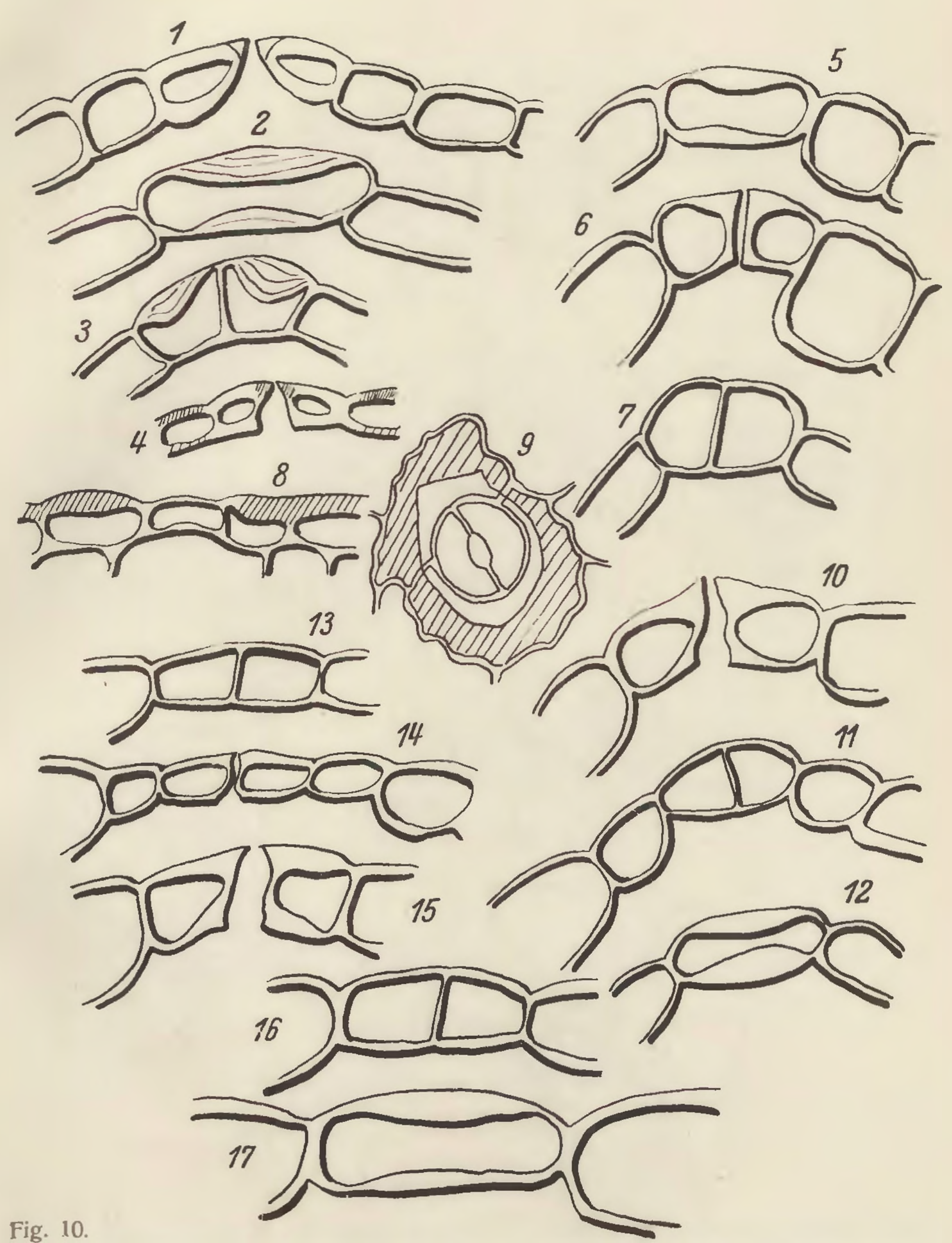


Fig. 10.

1. *Pteris* median quer, - 2. median längs, - 3. apical quer, - 4. median quer; schraffiert Holz (nach Kaufmann). - 5. *Notochlaena*, längs, - 6. median quer, - 7. apical quer. - 8. *Polypodium angustifolium*, längs, - 9. Fläche; Holz schraffiert (nach Kaufmann). - 10. *Ceterach*, median quer, - 11, apical quer, 12. längs. - 13. *Polypodium aureum*, apical quer, - 14. median quer. - 15. *Blechnum spicant*, median quer, - 16. apical quer, - 17. längs.

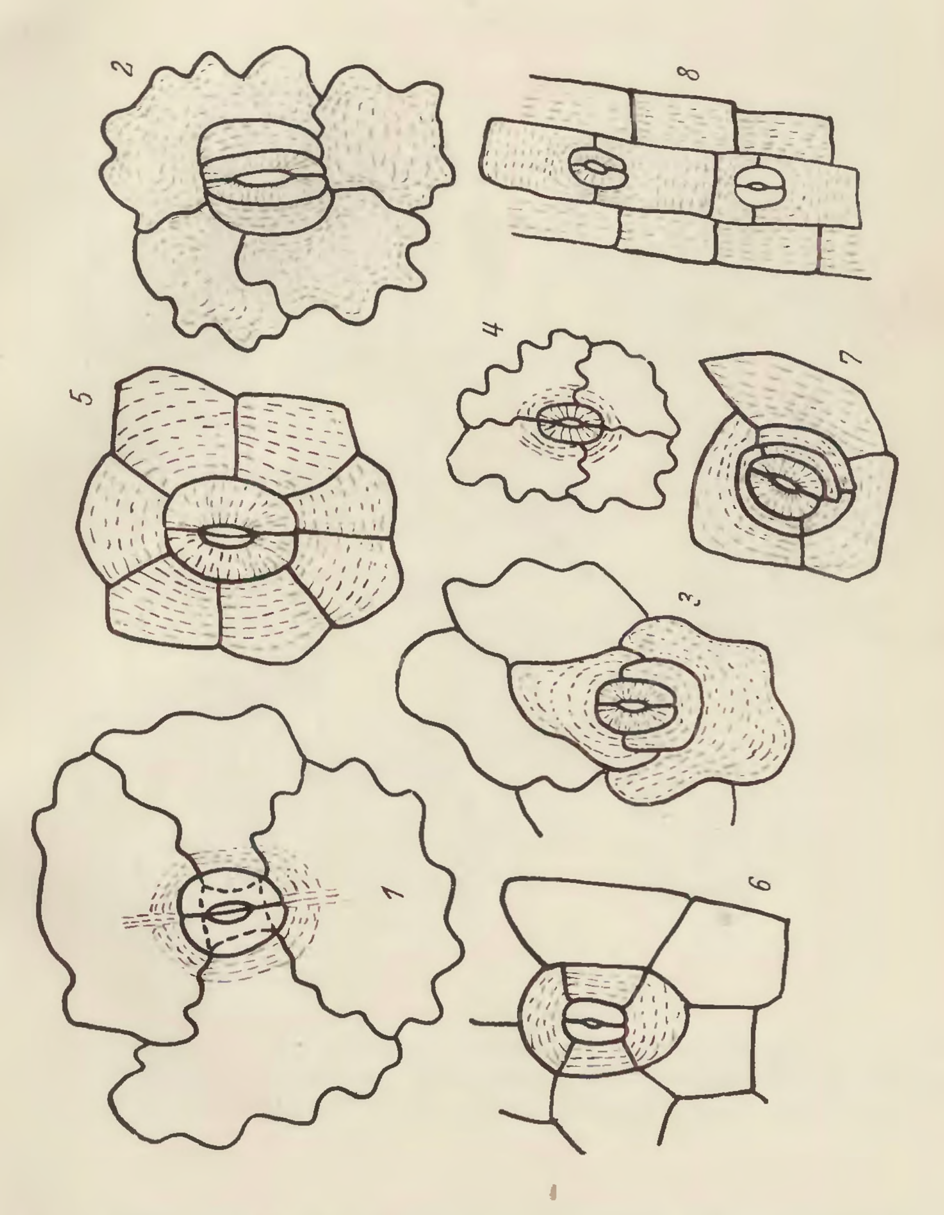


Fig. 12. Nebenzellentypen der Dikotyledonen. - 1. *Parnassia*, Spitzentyp gewellt ohne deutliche Nebenzellen. - 2. *Galium rotundifolium*, - 3. *Salvia glutinosa*, gewellt mit deutlicher Nebenzelle. - 4. *Pirola rotundifolia*, gewellt ohne deutliche Nebenzelle. - 5. *Ribes aureum*, gerade ohne deutliche Nebenzellen. - 6. *Tilia*, - 7. *Statice*, - 8. *Dianthus*, gerade mit deutlichen Nebenzellen.

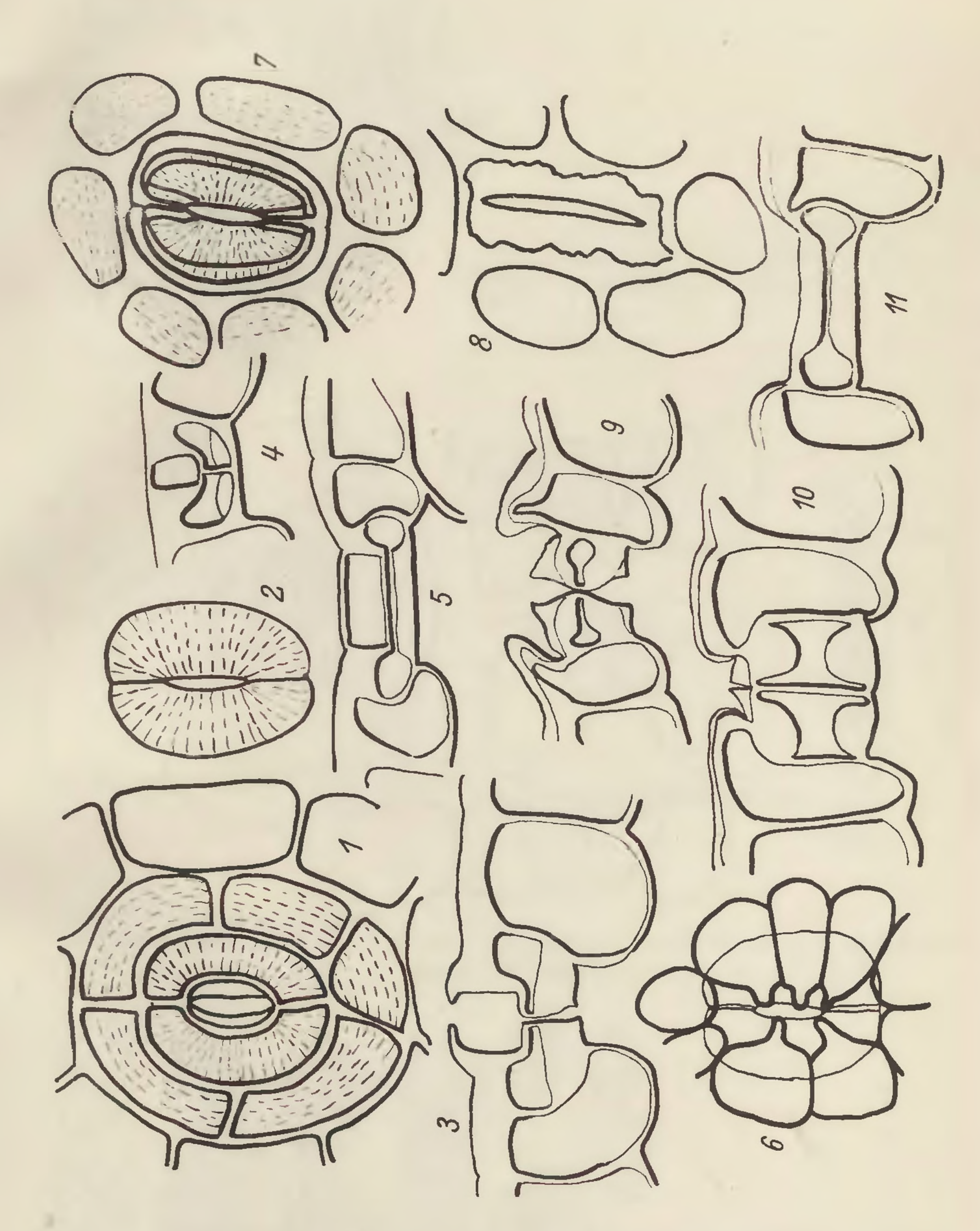


Fig. 15. 1. *Ilex aquifolium*: Fläche oben, - 2. unten, - 3. Querschnitt median, - 4. apical, 5. Längsschnitt, - 6. *Buxus*, von unten. - 7. *Olea europaea Oleaster*: Flächenbild, Mitte, 8. ganz oben, - 9. Querschnitt median, - 10. apical, - 11. Längsschnitt.

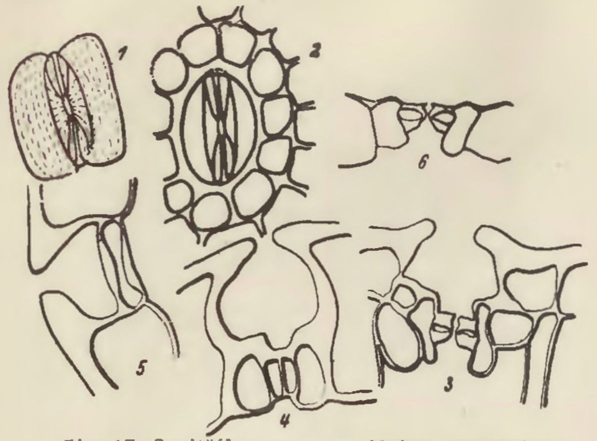


Fig. 17. Spaltöffnungen von *Hakea suaveolens*.
1. Schließzellen und Nebenzellen mit Micellierung, 2. von der Oberfläche der Grube, - 3. Spaltöffnung median quer, - 4. Ende quer, - 5. Längsschnitt, - 6. Jugendform.

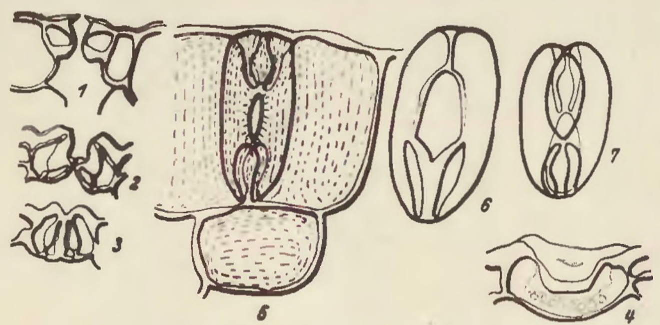


Fig. 20. *Casuarina equisetifolia*. - 1. Jugendform, 2—7. Altersform, - 2. Querschnitt median, - 3. apical, 4. Längsschnitt, - 5. Flächenansicht mit Micellierung, der asymetrischen Stomata. - 6. und 7. verschiedene Einstellungen.

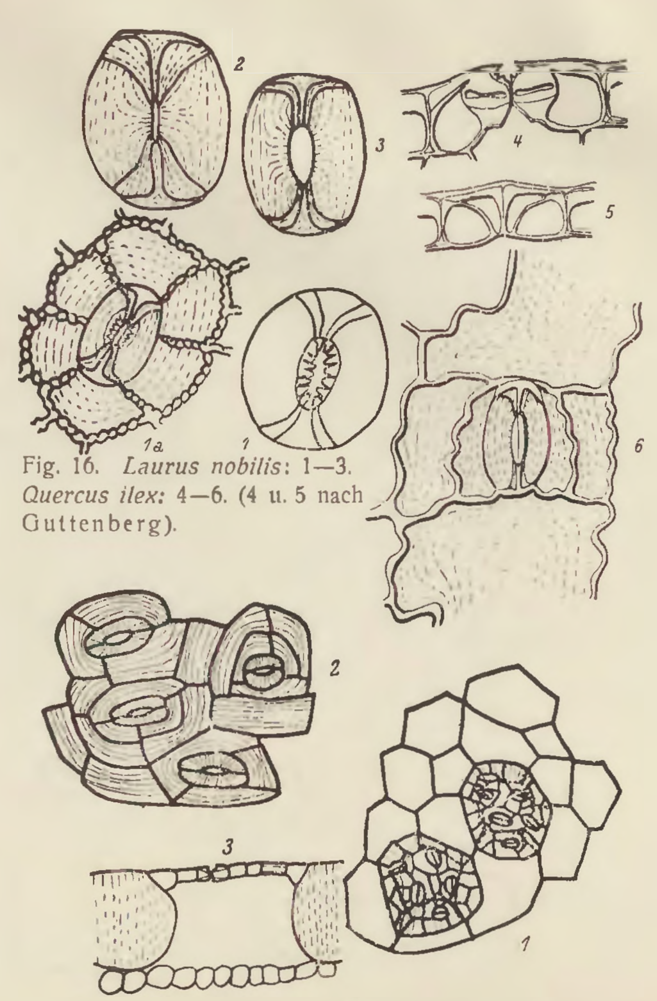


Fig. 16. *Laurus nobilis*: 1—3. *Quercus ilex:* 4—6. (4 u. 5 nach Guttenberg).

Fig. 14. *Begonia:* 1. Flächenansicht, - 2. stärker vergrößert, - 3. Querschnitt.

Fedde, Rep. Beih. CXXIII, tab. IX.

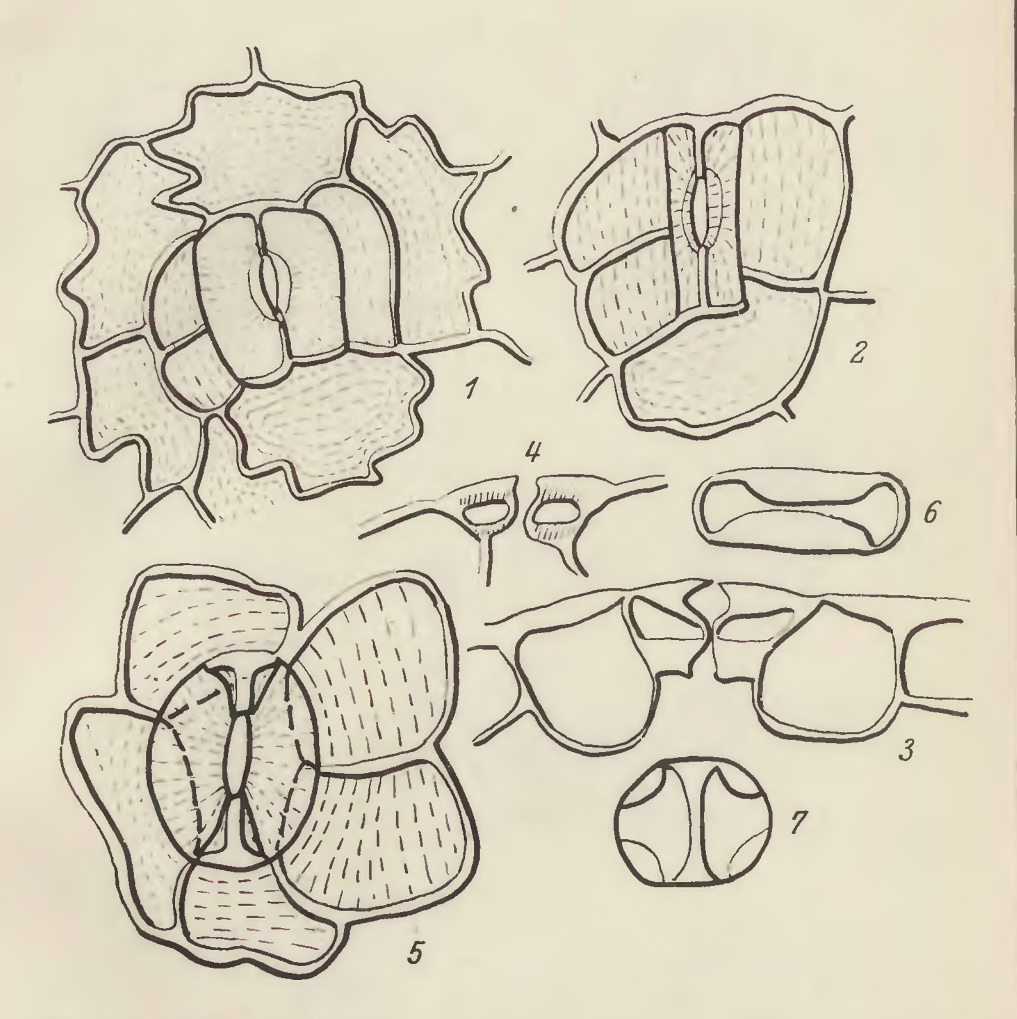


Fig. 16a. *Mahonia aquifolium:* - 1. Oberansicht, - 2. Tiefeinstellung, - 3. Querschnitt, - 4. mit eingezeichneter schraffierter Verholzung. - *Helleborus foetidus;* 5. Oberansicht mit schmaler Verjüngung der Wand am Ende. - 6. Längsschnitt, - 7. apicaler Querschnitt.

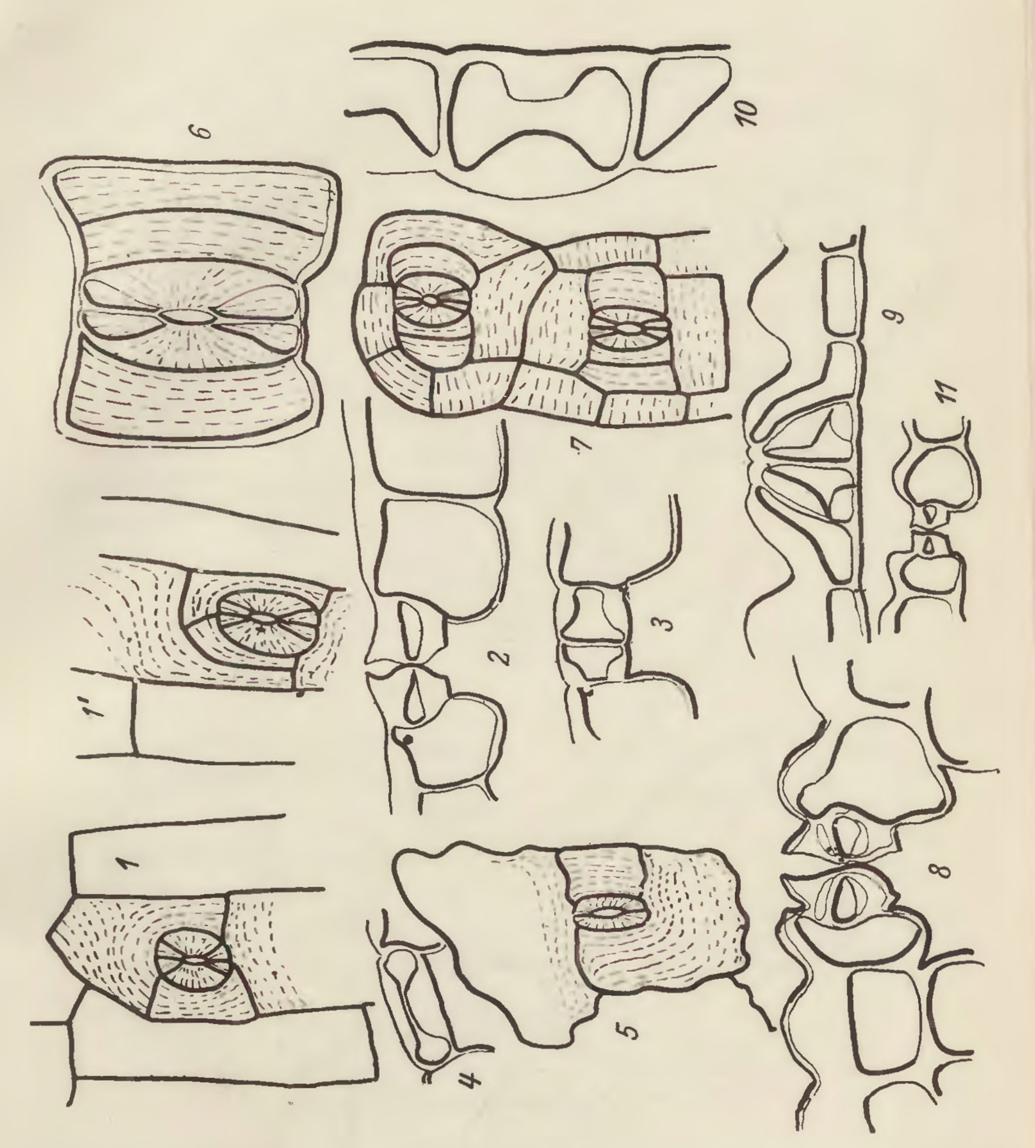


Fig. 18. *Oxalis rusciformis:* - 1. Phyllodium, Fläche, - 2. Querschnitt median, - 3. apical, 4. Längsschnitt, - 5. Laubblatt. - *Acacia heterophylla:* 6. u. 7. Fläche, - 8. Querschnitt median, - 9. apical, - 10 Längsschnitt, - 11. Laubblatt.

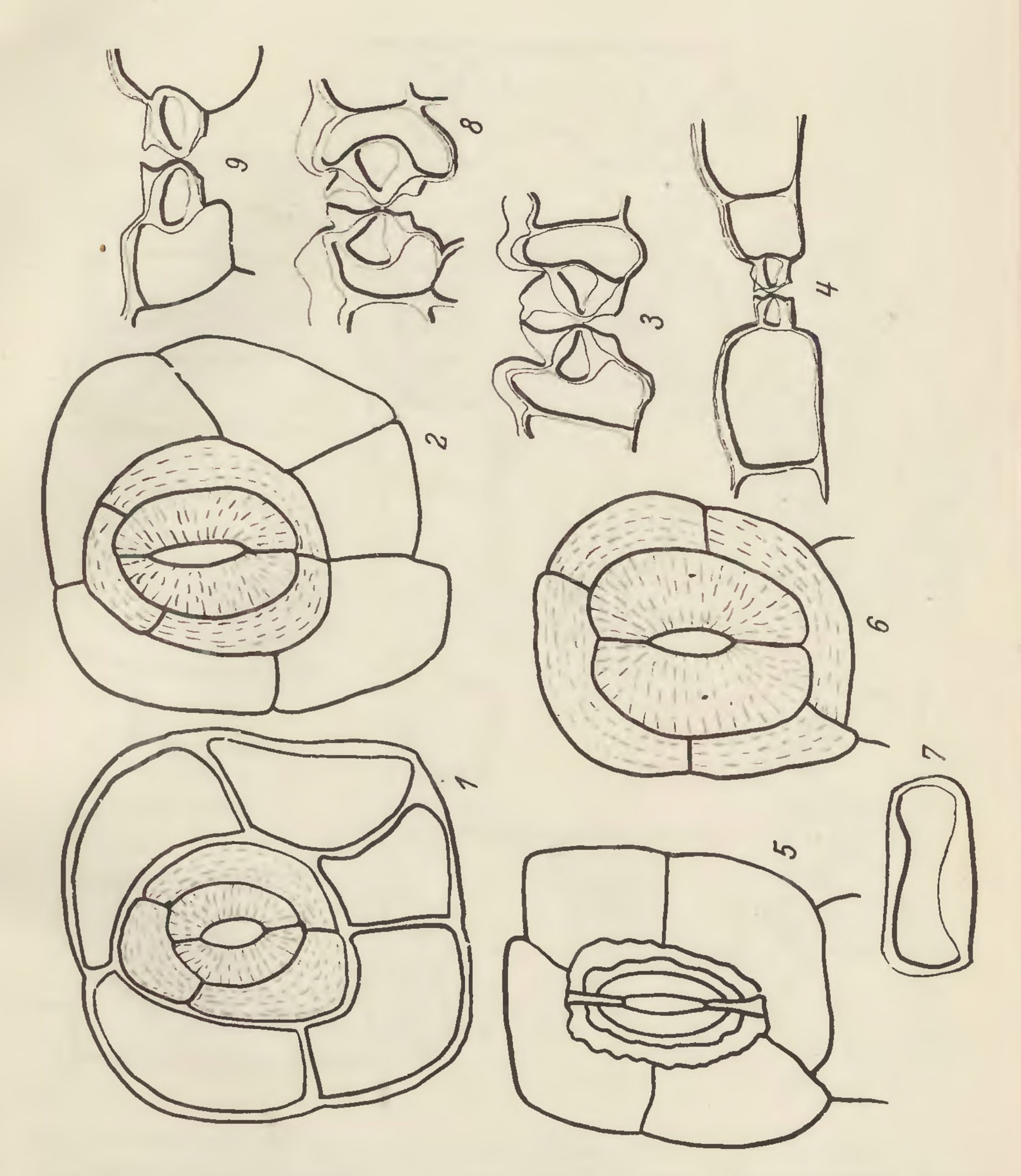


Fig. 19. *Sarothamnus scoparius:* - 1. Fläche oben, - 2. unten, - 3. quer median, - 4. erstes Laubblatt. - *Spartium junceum:* 5. Fläche oben, - 6. unten, - 7. längs, - 8. quer median, 9. Keimblatt.

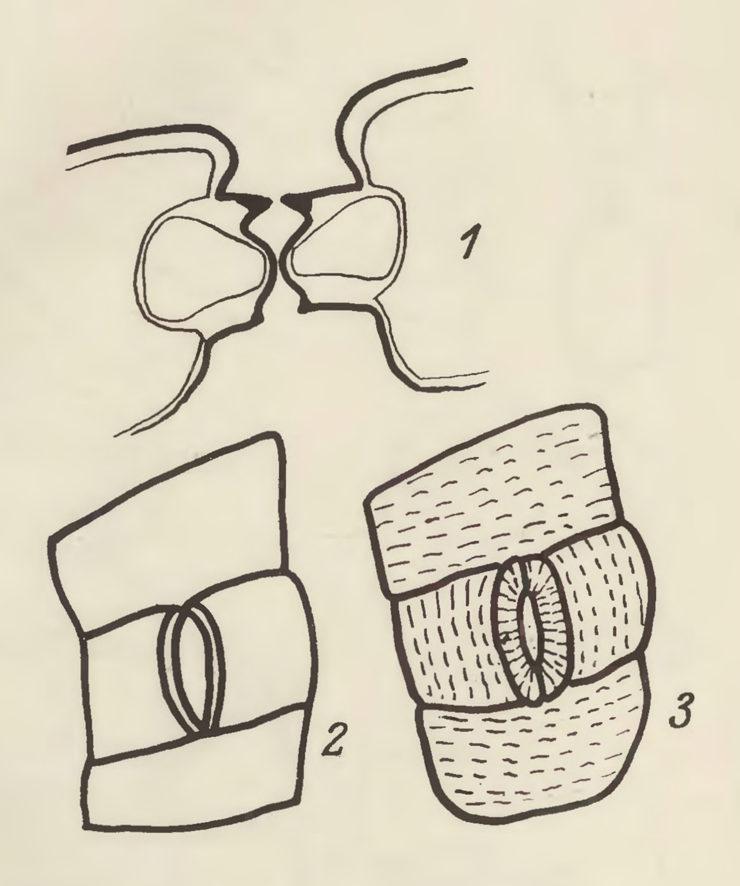


Fig. 21. *Salix purpurea:* 1. Querschnitt, - 2. Oberansicht mit Außenhörnern, 3. tiefe Einstellung mit Micellierung.

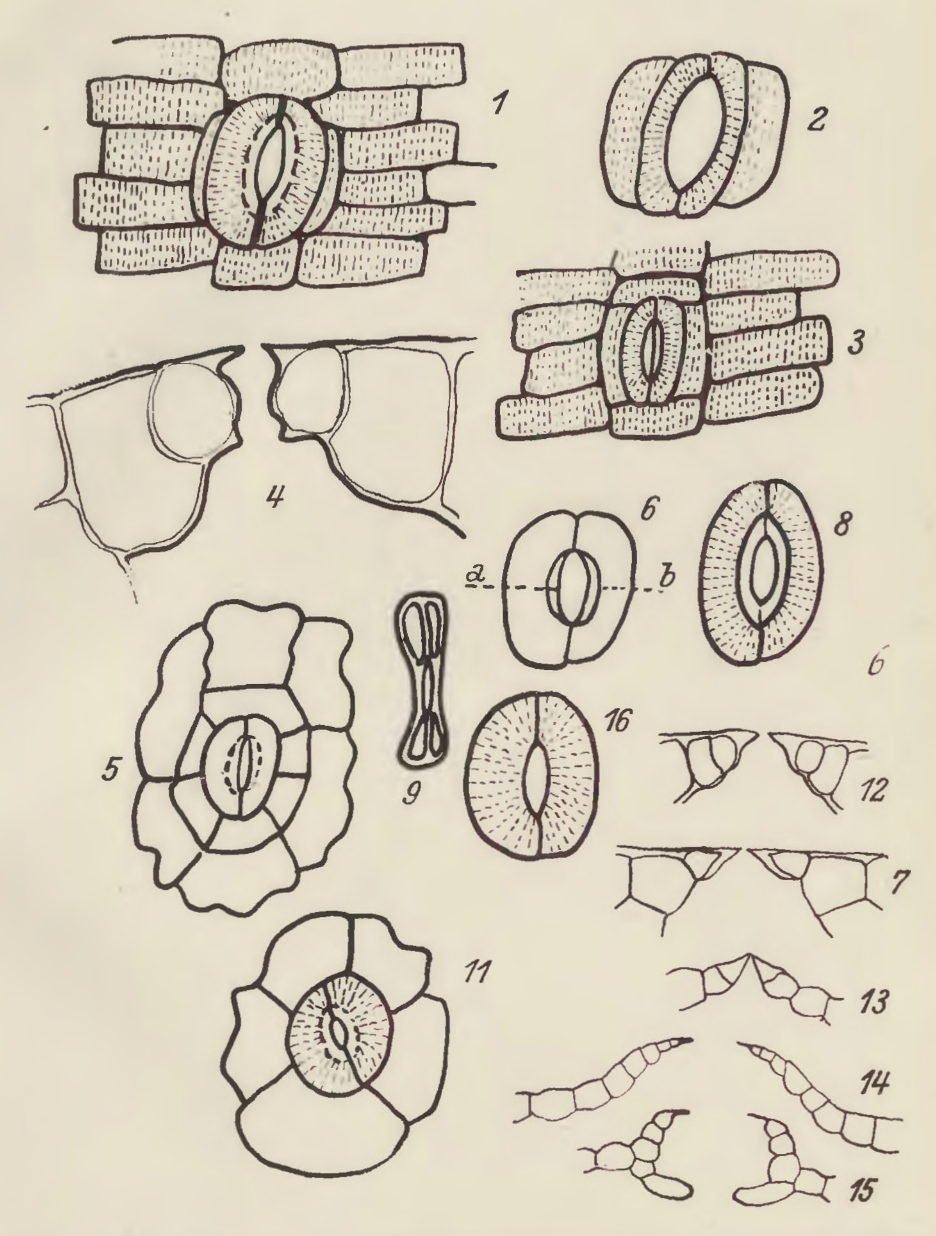


Fig. 22. *Potamogeton natans:* 1. Stoma oben, - 2. unten, - 3. noch schließbares Stoma, 4. Querschnitt. Dicke Striche: Kutin. - *Lemna gibba:* 5. Querschnitt, - 6. Schließzellen einzeln (a äußere Öffnung, b innerer Spalt). - *Lemna minor:* 7. Querschnitt. - *Peplis:* 8. äußere Öffnung innerhalb des Spaltes. - *Marsilia:* 9. von oben. - 16. von unten. - *Nymphaea alba:* 11. von oben. - *Primula:* 12. Querschnitt. - *Alsophila:* 13. Querschnitt. - *Fegatella:* 14. Querschnitt. - *Marchantia:* 15. Querschnitt. - Dicke Strichelung bezeichnet die Spalte. - 7, 12 bis 15. nach Haberlandt.